БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 19 1934 № 3

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Л. А. **Иванов**. О влиянии ветра на рост дерева (с 2 рис.) . . . . 211—219

Л. А. **Иванов**. О влиянии затемнения на рост древесины . . . . 220—224

Г. Х. **Молотковский**. Опыты по проверке теории Мюнха . . . . . . 225—230

Т. В. **Щепкина**. О принципах устройства и действия механизма устьичного аппарата у растений (с 1 табл. рисунков) . . . . 231—249

В. В. **Ревердатто** и Т. Н. **Буторина**. Бугристые степные ассоциации в средне-сибирских степях (с 1 картой) . . . . 250—263

В. Б. **Сочава**. Растительные ассоциации Анабарской тундры (с 5 рис.) . . 265—304

II. РЕФЕРАТЫ

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ—ГОСУДАРСТВЕННОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАД 1934 МОСКВА

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

Tome 19 1934 № 3

SOMMAIRE

Pages

I. ARTICLES ORIGINAUX

L. A. Iwanov. Zur Frage vom Einfluss des Windes auf den Baumwuchs (mit 2 Abb.) 219

L. A. Iwanov. Vom Einfluss der Stammbeschattung auf die Arbeit des Kambiums 224

G. Ch. Molotkowsky. Die Kontrollversuche der Theorie von Münch . . . 230

T. W. Schtschepkina. Ueber das Prinzip der Einrichtung des Mechanismus des pflanzlichen Spaltöffnungsapparates durch welches dessen periodische Kontraktion bedingt ist (mit 1 Tab.) 246

V. V. Reverdatto und T. N. Butorina. Die Assoziationen der Bülten in den Steppen Zentral-Sibiriens (mit 1 Karte) 262

Victor Soczawa. Die Pflanzenassoziationen der Anabara-Tundra (mit 5 Abb.) 303

II. NOTES BIBLIOGRAPHIQUES.

Ботанический журнал СССР

Том 19 1934 № 3

Journal botanique de l'URSS

Tome 19 1934 № 3

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ—ГОСУДАРСТВЕННОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО—1934

Редактор *В. Л. Комаров.* Техред. *И. Нурмсон.*

Ленгорлит № 15702. Медгиз. № 57/л. Тираж 1800 экз. Сдано в набор 19/V—1934 г.
Под. к печ. 26/VI—1934 г. 9,44 авт. л. Ст. форм. 68×100. Кол. печ. зн. в 1 б. л. 132.119.
Зак. № 1345.

Тип. „Коминтерн“ и школа ФЗУ им. КИМ'а. Ленинград, Красная, 1.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 3 1934
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 3 1934

Л. А. ИВАНОВ

О влиянии ветра на рост дерева

С 2 рисунками

(Получено 7/II 1934)

Влияние ветра до сих пор рассматривалось главным образом с патологической стороны. Обращали на себя внимание производимые ветром повреждения листьев, искривления стволов, эксцентрическое строение его в поперечном сечении, однобокое развитие кроны и т. д. Однако, кроме такого патологического действия ветра большой силы, более слабые его интенсивности являются постоянным фактором нормальной жизни растения. Отсутствие ветра в природе — явление редкое. Движения воздуха всегда есть, и они вызывают постоянное раскачивание всего растения или отдельных его частей — тонких веток, сучьев или листьев. Единственным исследованием, указывающим на роль ветра в нормальной жизни дерева, является работа Метцгера (Metzger). В ней он обращает внимание на разницу в форме ствола отдельно стоящих деревьев и деревьев в лесу. В первом случае, как известно, она гораздо более сбежиста, чем во втором. Ствол в насаждении утолщается гораздо равномернее по всей своей длине, чем у отдельно стоящих деревьев, где наблюдается сильное утолщение к основанию ствола. При сильном прореживании оставшиеся в лесу деревья становятся сбежистее. Метцгер дает телеологическое объяснение этому факту. Он указывает, что дерево представляет рычаг второго рода, у которого один конец укреплен корнями в земле, а другой загружен раскачиваемой кроной. При наибольшей экономии материала и при условии, чтобы в каждом сечении сопротивление ствола было одинаково, последний, по законам статики, должен утолщаться книзу и притом тем больше, чем его длина и нагрузка больше и раскачивания сильнее. Какой должна быть форма ствола, чтобы удовлетворять этим условиям, и какова она в действительности при разных условиях — это было исследовано Метцгером на ели, а затем Шварцем на сосне и недавно (1927) снова проверено Мюнхом на этих породах с прибавлением лиственницы. В этих случаях вычисленная форма ствола действительно совпадала с реально-наблюдавшейся. Следует, однако, заметить, что роль ветра при этом оставалась причинно не объясненной и даже, строго говоря, не вполне доказанной. При прореживании не только усиливается ветер, но и освещение, которое может влиять на рост в высоту ствола прямо и косвенно (через развитие кроны), на тепловой режим по длине ствола, на условия почвенного питания и т. д. Указание, что дерево утолщается так, чтобы не быть сломанным ветром, еще не объясняет, какие причины вызывают такой рост и, если при этом действует ветер, то через какие физиологические процессы это действие осуществляется. Интересные опыты Жаккара (Jaccard) и затем Раздорского (Rasdorsky) с искусственным раскачиванием представляют случай качаний, отличающихся от качаний ветром. У Раздорского они продолжались только 1 — 2,5 месяца, и описание их сопровождается изображением отдельных экземпляров без количественного анализа роста всех опытных экземпляров. Во всяком случае эти исследования представляют для нас очень важные указания, к которым мы вернемся ниже.

Ввиду такого положения вопроса о действии ветра мне представлялось интересным поставить эксперимент, непосредственно с испытуемым фактором—ветром, где контрольные и опытные растения находились бы в одинаковых условиях за исключением одного—раскачивания ветром. Разница в действии ветра, усиливающего транспирацию, при этой установке почти исключалась, так как контрольные и опытные экземпляры одинаково ему подвергались, чего не было в установках Жаккара и Раздорского. Не имея возможности поставить систематические опыты в большом масштабе, я ограничился только одной породой — кленом. Весною 1930 г. до распускания листьев было вырыто 10 кленков из самосева, появившегося в парке Лесотехнической академии на юго-восточной опушке кленово-вязовой группы, затененной с юга впереди стоящими деревьями (липа). Кленки были в возрасте 4 — 5 лет и имели в высоту 60 — 80 *см*. Они были посажены на опытном участке кабинета физиологии на довольно открытом месте, защищенном с севера редким сосняком, отстоящим на 15 *м*. При посадке песчаная почва была перемешана с дерновой землей. Деревца были посажены 16/V 1930 г. в один ряд на расстоянии 40 *см* друг от друга в направлении с востока на запад. Пять из них были подвязаны к опоре, не позволявшей раскачивания ствола, и пять остальных, стоявших вперемежку с первыми, свободно раскачивались ветром[1]. Опыт велся 3 года и был прерван вследствие занятия опытного участка другим учреждением. Первый и второй годы производились обмеры прироста побегов в длину, а на третий год осенью в октябре после опадения листьев деревца были вырыты и подверглись окончательному исследованию[2]. Каждый экземпляр был разделен разрезанием у корневой шейки на корневую и наземную часть. Та и другая взвешивались в сыром и воздушно-сухом состоянии. Затем измерялась длина главного и боковых побегов как в общей сложности, так и в части, выросшей за время опыта. Наконец измерялся под микроскопом на срезах прирост в толщину по годичным кольцам за 3 последние года и за 3 года, предшествующие опыту. Измерения производились на различных высотах до начала крупных ветвей, причем пробы брались всегда из середины междоузлий. То же самое было сделано и на корнях — главном и боковом первого порядка.

Общий вид кленков с опорой и без опоры иллюстрирует фотографический снимок (рис. 1), сделанный осенью на третий год опыта до опадения листьев. Разница в росте кленков с опорой и без опоры бросается в глаза. Первые значительно выше вторых. Высота первых от 115 до 185 *см*, в среднем около 150 *см*, высота вторых—от 97 до 136 *см* или в среднем 118 *см*. Кроме того замечалось, что листья растений с опорой были под конец лета несколько более механически повреждены по краям, чем листья на растениях без опоры, свободно изгибавшихся от ветра. Измерение прироста в длину и в толщину всех побегов за 1930 и 1931 гг[1] дало сумме (в *см*) на один экземпляр следующие величины:

---

[1] Мюнх (Büsgen-Münch, 1927, стр. 170) указывает, что Гофмейстер ставил опыт таким же образом. Однако, это указание не подкрепляется ссылкою на литературный источник, и я не мог найти описания подобных опытов в доступных мне работах Гофмейстера.

[2] В обработке материала участвовала А. Ф. Косаурова при материальном содействии научно-исследовательского сектора (СНИПЗ) Лесотехнической академии.

ТАБЛИЦА I

Прирост за первые 2 года опыта (среднее из 5 экземпл.)

	Воз. сух. вес в *г*			Длина в *см*			Толщ. в *мм*[2]	
	1930	1931	Сумма	1930	1931	Сумма	1930	1931
С опорой . . .	14,73	27,91	42,64	22,6	46,7	69,3	4,63	4,04
Без опоры . . .	11,62	18,55	30.17	18,6	36,9	55,5	4,54	3,77
Разница	—	—	12,47 /41%/	—	—	13,8 /25%/	—	—

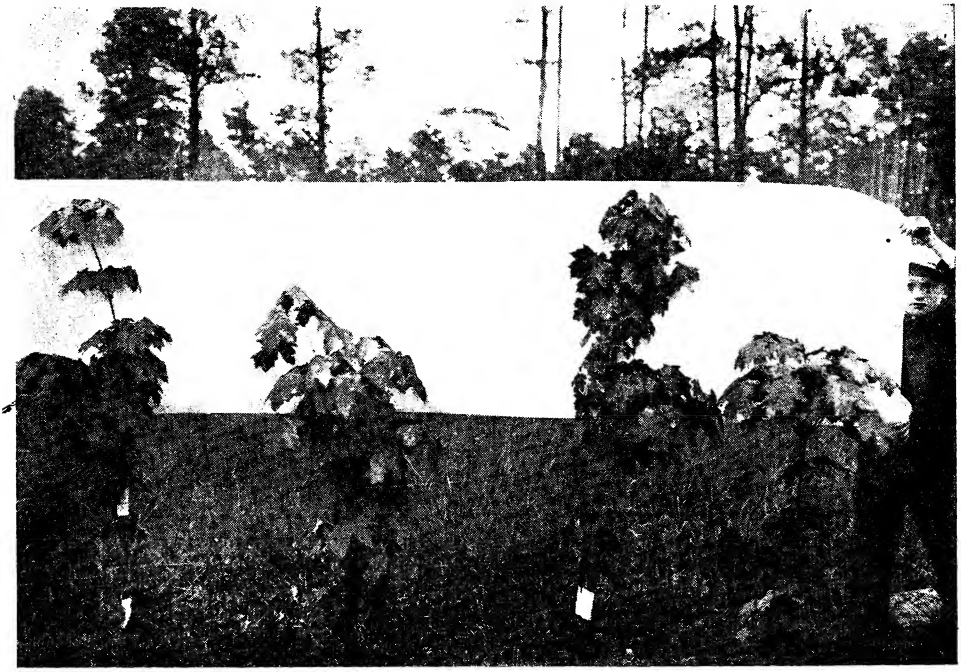


Рис. 1. Влияние ветра на рост в высоту. Растения с опорой отмечены полоской белой бумаги вокруг ствола.

На табл. I видно, что у растений с опорой рост всех побегов значительно сильнее, чем у растений без опоры, измеряем ли мы их вес или же их размеры. Таким образом, не только рост верхушечного побега, дающего увеличение высоты всего дерева, но и рост всех остальных побегов задерживается у растений, раскачиваемых ветром

---

[1] Побеги последнего года опыта (1932), к сожалению, были частично повреждены и потому не были использованы для измерения.

[2] Толщины измерялись толстомером по середине всех хорошо выраженных побегов. В таблице указаны средние всех измерений.

Средняя толщина междоузлий побегов меняется мало, но, принимая во внимание, что развившиеся с опорой побеги длиннее, следует признать их относительно более тонкими. Как влияет качание ветром на прирост в толщину самого ствола, показывает его микроскопическое исследование. Исследование прироста древесины в стволе производилось на срезах, делавшихся в различных местах по всей высоте его, поскольку он отделялся от кроны. Пробы брались через каждые 5 — 8 *см* с таким расчетом, чтобы они приходились приблизительно в середине междоузлий и ни в каком случае не близко от узла. В зависимости от высоты экземпляра и степени диференцировки кроны таких проб было взято от 8 до 16 на каждом экземпляре. На каждом срезе производилось измерение ширины 3-годичных колец за 1930, 31 и 32 гг., образовавшихся во время опыта, и 3 колец за предшествующие 1927, 28 и 29 гг. Каждое кольцо измерялось в 4 пунктах на концах 2 взаимно-перпендикулярных диаметров, ориентированных одинаково для всех проб данного экземпляра. Абсолютные величины (в *мм*) размеров годичного слоя особого интере а не представляют, поэтому, ради экономии места, мы их не приводим. Укажем лишь, что они колебались, даже в пределах одного экземпляра, от 0,1 до 3 *мм* в зависимости от высоты пробы на стволе.

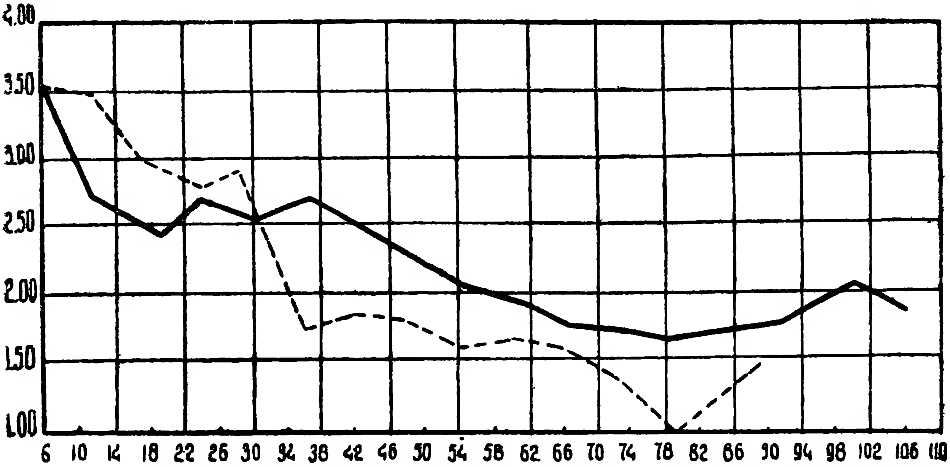
Сравнение ширины колец за время опыта с шириной колец предшествующих годов обнаружило сильное увеличение прироста у всех экземпляров (с опорой и без нее), что, конечно, можно было ожидать, принимая во внимание лучшие условия освещения и почвенного питания после пересадки. Это усиление прироста, однако, шло различно у экземпляров с опорой и без опоры. Различие ясно обнаруживается, если мы сравним относительные величины, указывающие во сколько раз средняя ширина годичного кольца за 3 года опыта больше такой же ширины за 3 года до опыта. Назовем эту величину коэфициентом увеличения *K*. В таб. II приводятся величины *K* для высоты, начиная от 6 *см* выше корневой шейки приблизительно через каждые 6 *см*.

ТАБЛИЦА II

Высота пробы в *см*	6,0	12	18	24	30	Среднее до 30 *см*	36	42	48	54	60	66	72	78	Сред. от 30-78 *см*	Общее среднее
С опорой	3,52	2,68	2,43	2,69	2,54	2,37	2,70	2,49	2,27	2,06	1,89	1,77	1,73	1,66	2,07	2,34
Без опоры	3,50	3,43	2,99	2,78	2,88	3,14	1,74	1,86	1,82	1,62	1,67	1,61	1,41	1,02	1,59	2,24
Разница .	—	—	—	—	—	0,77 (32%)	—	—	—	—	—	—	—	—	0,48 (30%)	—

Цифры до 60 *см* представляют среднее (в *мм*) для 5 экземпляров, а выше 60 *см* для 3 экземпляров.

У экземпляров с опорой увеличение ширины кольца в среднем немногим больше, чем без опоры, но распределение этого увеличения по высоте более равномерно, чем у экземпляров без опоры. На протяжении ствола до высоты 30 *см* раскачивание ветром заставляет кольцо утолщаться на 32% сильнее, чем без таких раскачиваний, но на участке ствола выше 30 *см* (около $^1|_4$ высоты экземпляров без опоры) отношения меняются. При раскачивании ветром утолщение кольца на этой высоте идет, наоборот, настолько же (30%) слабее, чем без раскачивания. В общем итоге у экземпляров с опорой годичное кольцо увеличилось в ширину в 2 с небольшим раза больше у основания ствола (6 *см*), чем на высоте 78 *см*, тогда как без опоры это увеличение почти в 3,5 раза больше, чем на той же высоте 78 *см*. Очевидно, сбежистость ствола стала гораздо сильнее у ствола, раскачиваемого ветром. Эти отношения наглядно иллюстрируются кривой (рис. 2), где на оси абсцисс отложены расстояния вверх по стволику от уровня земли, а на оси ординат—коэфициент увеличения прироста *K*. Сплошная линия относится к растениям с опорой, пунктирная—к растениям без опоры. Обращаем внимание на то, что и у стволиков без раскачиваний годичный слой также не откладывается равномерно по высоте. Очевидно, при выставлении растения на свет и при удобрении прирост и без раскачиваний идет гораздо сильнее в нижней части ствола, чем вверху. Таким образом, сбежистость вызывается не раскачиванием, а другими причинами, но ветер несомненно ее усиливает. Что это за причины, можно пока только предполагать. Возможно, что усиление прироста у основания вызывается задержкой нисходящего тока при переходе из ствола в боковые корни, где ток вынужден круто поворачивать под углом, близким к 90°. Опыты с перерезами коры показывают, что всякая задержка тока приводит к усиленному росту ширины годичного кольца выше места, где ток задерживается. Однако, такая задержка далеко по стволу не распространяется и может быть применима лишь к объяснению прикорневого наплыва ствола. Возможно поэтому, что кроме того действует на прирост более благоприятный для роста весною тепловой режим в нижней части ствола. С началом развития листвы нижняя часть ствола на открытом месте лучше прогревается, чем верхняя, на которую падает тень листьев. Отсюда в этой части ствола более благоприятная температура для работы камбия, которая весною часто ограничивается именно этим фактором.



Среднее отношение ширины годичного кольца до опыта и после опыта за 3 года

Рис. 2. Влияние ветра на прирост в толщину по высоте ствола. Сплошная кривая—растения с опорой, пунктирная—растения без опоры.

Как же объяснить влияние на рост раскачиваний ветром? Это влияние выражается: 1) в замедлении роста побегов в длину, 2) в замедлении роста годичного кольца в верхней части ствола и 3) в усилии роста годичного кольца в нижней части ствола. В первом случае мы имеем дело с влиянием на точку роста в конечной почке побегов и на их зону растяжения, во 2 и 3 случаях — с влиянием на камбий и его деление. В первом случае при действии на рост побегов ветер, производя их механическое сотрясение, может задерживать деление в меристеме или процесс растяжения молодых вновь образовавшихся клеток. То и другое вполне возможно, так как уже наблюдалось, что в некоторых случаях механические сотрясения влияют на обмен веществ, тургор и рост. Так, по Краусу (Kraus), при изгибах побега у древесных растений концентрация клеточного сока на выпуклой стороне делается выше, чем на вогнутой. Повышение концентрации происходит вследствие образования сахара, которое часто сопровождается уменьшением свободных кислот в клеточном соке. Эти превращения в растущих клетках должны отражаться на тургоре и на росте.[1]

Однако, остается неясным, почему они действуют при раскачивании ветром именно в сторону ослабления роста. Более определенно указание Мюнха (Büsgen-Münch, 1927 и Münch, 1930), что сотрясения при ветре, как и механические воздействия на кору в виде сжатия или давления ослабляют передвижение пластических веществ по ситовидным трубкам. Мюнх указывает, что в ветреные дни надрезы коры на стволе и ветвях почти не давали обычных капель сока[2]. Достаточно было однократного изгиба стволика дуба в 5—7 *см* высотой приблизительно на 5°, чтобы последующие надрезы коры уже не давали сока в течение 15 минут, после чего выделение возобновлялось. Мюнх объясняет это падением тургора в ситовидных трубках, благодаря чему передвижение веществ должно сильно задерживаться. Это обстоятельство, конечно, должно вредно отражаться на росте меристемы побегов и росте камбия, что мы действительно и наблюдали. Однако, мы видели, что камбий ослабляет свою работу при качаниях ветром не по всей высоте ствола, а лишь в верхних частях его. В нижней же части мы наблюдали в согласии с опытами Раздорского усиление прироста годичного кольца. Таким образом камбий в разных частях ствола реагирует на раскачивание ветром различно. В общем эта сложная реакция является приспособительной, так как приводит к более сбежистой форме ствола, более устойчивой относительно ветра. Такую реакцию можно рассматривать, как саморегуляцию растения. Однако, указание на саморегуляцию и на значение этой реакции в целом для всего организма не устраняет вопроса о том, как именно, какими силами, какой цепью процессов она осуществляется. Эту задачу может решить только дальнейший физиологический анализ всего процесса. Сейчас же мы можем только указать, что механическое действие на кору и камбий в различных частях гибкого стебля должно быть не одинаково. В верхней части стебель изгибается гораздо сильнее, чем в нижней, следовательно давление и растяжение коры и камбия должны к основанию ослабевать. Физиологическое же действие каждого фактора, а в том числе и механическое действие на камбий зависит от его интенсивности. Если высокие интенсивности действуют вредно, то очень часто слабые интенсивности дают противоположное, т. е.

---

[1] Мы не упоминаем здесь случаев более далеких от нашего, а именно изменения тургора от сотрясения у мимозы и в тычинках сложноцветных.

[2] Он указывает, что это наблюдалось даже в том случае, если раскачивались только сучья и ветви, ствол же оставался в покое. Последнее важное для нас указание Мюнха, к сожалению, не сопровождается какими-либо пояснениями, которые позволили бы судить, насколько ствол действительно не обнаруживал качаний. Во всяком случае указание Мюнха позволяет думать, что при закреплении не только ствола, а и ветвей действие ветра сказалось бы еще сильнее. В дальнейших исследованиях это обстоятельство необходимо учесть.

благоприятное действие. Возможно поэтому, что в нижних частях ствола механическое воздействие раскачиваний ветром достигает именно таких благоприятных интенсивностей. Насколько такое объяснение применимо в данном случае, могут показать только специальные опыты.

Нам остается сообщить то немногое, что нами выяснено относительно влияния качаний ветра на корневую систему.

Тотчас после извлечения из земли корневая система каждого экземпляра была отрезана у корневой шейки, тщательно освобождена от земли и взвешена. Оказалось, что в 5 экземплярах с опорой она весила 617 *г*, а в экземплярах без опоры 492 *г* или в среднем на экземпляр 123 *г* сырого веса в первом случае и 98 *г* во втором. Таким образом раскачивание ветром понизило ее развитие (по весу) на 25⁰/₀. Это понижение не обнаружилось какими-либо ясно заметными признаками в габитусе на-глаз. Очевидно, главные линии строения корневой системы были уже заложены в предыдущие годы до опыта, и 3 года опыта не могли ее существенно изменить. Наблюдавшееся различие в весе, повидимому, происходило за счет роста тонких корней, так как в толстых корнях, отходивших непосредственно от стволика, микроскопическое исследование не обнаружило разницы в приросте у экземпляров с опорой и без опоры. Для этого было произведено измерение ширины 3-годичных слоев, образовавшихся за время опыта, и 3-х до опыта совершенно так же, как это производилось при исследовании ствола. Взятие проб, однако, представляло здесь гораздо больше трудности вследствие неправильных изгибов корней, где годичные кольца развиваются очень неравномерно. Пробы брались только в местах прямолинейного роста на протяжении по крайней мере 2-3 *см* и при том в недалеком расстоянии (не дальше 3-4 *см*) от начала отхождения от ствола. В результате измерений обнаружилось, что так же, как в стволе, годичные слои у всех экзампляров после пересадки в более благоприятные условия воздушного и почвенного питания начали расти сильнее, и усиление это было одинаково у растений с опорой и без нее. Так, коэфициент увеличения прироста колебался у растений с опорой от 1,11 до 2,57, а без опоры от 1 25 по 2,33, а в среднем он и там и здесь был одинаков, а именно 1,7. Таким образом, превышение на 25⁰/₀ в сыром весе корней у растений с опорой вероятно было вызвано усилением роста тонких корешков. Вероятно и здесь, как в наземной части, мы имели дело с задержкой роста осевых органов в длину вследствие воздействия ветра. Только в данном случае последнее выражается не в изгибах, а в продольной тяге корней. Этот результат не вполне согласуется с тем, что наблюдал Раздорский (1925) при искусственном раскачивании подсолнечника, сорго и сеянцев (повидимому, одногодичных) клена (*Acer negundo*). Приводимые им фотографии и рисунки указывают на более сильное развитие корней при раскачивании. Однако, не приводится количественных измерений всех экземпляров, которые только и могут дать убедительный результат при громадных колебаниях в развитии отдельных экземпляров. Мы не считаем и наши данные окончательными, так как опыт начался только на 4-й или 5-й год развития деревьев, и учесть различия в приросте на таких корнях представлялось весьма затруднительным. Поэтому вопрос о влиянии качаний ветром на корневую систему мы оставляем открытым. Во всяком случае наблюдавшееся нами ослабление роста мелких разветвлений корня при качаниях ветром находится в соответствии с нашим объяснением ослабления роста побегов. В том и другом случае мы имеем дело с ослаблением тока пластических веществ, которое задерживает приток питательного материала к растущим частям.

Независимо от того или другого теоретического объяснения найденные факты имеют определенное практическое значение. Они указывают, что даже ветер обычной силы сам по себе действует неблагоприятно на рост. Он задерживает рост побегов в длину и делает форму ствола более сбежистой. Он является благоприятным фактором лишь постольку, поскольку создает более ветроустойчивую конструкцию и следовательно приспособляет дерево для сопротивления своему же собственному вредному влиянию. Поэтому мы можем усилить рост, если будем защищать растение от ветра, используя для культур более благоприятные в этом отношении положения или же снабжая растение искусственной опорой. В последнем случае, как показывают наши опыты, деревца развиваются значительно быстрее, что особенно важно для нашего зеленого строительства. Не следует думать, что при этом получаются настолько слабые растения, что без опоры они согнутся действием собственной тяжести. На наших экземплярах мы этого не наблюдали, когда опоры были сняты в середине августа 3-го года опыта. Несмотря на то, что листва сохранялась полностью после этого в течение по крайней мере месяца (до половины сентября) и на то, что ветры в это время вегетации особенно сильны и часты, тем не менее какой-либо деформации стволиков совершенно не замечалось. Это находится в соответствии с вышеуказанным фактом значительного утолщения нижней части ствола у растений с опорой. Хорошо освещенные деревца и без действия ветра дают достаточно устойчивую форму ствола[1]. Это обстоятельство лишает основания опасение, что растения с опорою развиваются слишком мало устойчивыми. Раз эти опасения отпадают, опора является одним из простых легко доступных средств ускорить рост дерева, и это средство следует использовать в наших культурах. Для того, чтобы сделать это наиболее рационально, конечно необходимо продолжить эти исследования в более широком масштабе с охватом большого числа пород, с более продолжительным сроком опытов и с большим разнообразием условий почвенного питания.

В заключение полученные результаты можно свести к следующим положениям:

1. Раскачивание ветром задерживает рост как верхушечного, так и боковых побегов, вследствие чего экземляры без опоры заметно отстают в росте.

2. Прирост в толщину ствола у деревьев, раскачиваемых ветром, идет у основания сильнее, а в верхней части слабее, чем у деревьев с опорой. Вследствие этого ветер усиливает сбежистость ствола.

3 Основной причиной сбежистости ствола все же является не ветер, а какой-то другой фактор, так как усиление приростов книзу ствола замечается и у деревьев с опорою. Ветер только усиливает эту неравномерность в росте годичного кольца по вертикали ствола.

4. В корневой системе вследствие затруднительности измерений влияние ветра обнаруживается менее ясно. Однако, повидимому, так же и здесь происходит ослабление роста корней в длину.

5. Основной причиной неблагоприятного действия ветра на рост

---

[1] Слабость стволов, выросших при тесном стоянии в густом насаждении, вероятно, зависит не столько от опоры на своих соседей, сколько от недостаточного развития древесины вследствие слабого светового питания.

является задержка тока пластических веществ по коре вследствие изгибания побегов ветром.

6. Благоприятное действие опоры может быть использовано для усиления роста в культуре.

Литература

1. Büsgen-Münch. Bau und Leben unserer Waldbäume 1927. — 2. Jaccard. Nouvelles recherches sur l'accroissement en èpaisseur des arbres. Zürich, 1918-19. — 3. Metzger. Mündener forstliche Hefte III, V, VI, VII, 1893-95. Naturw. Zeitschr. f. Forst. u. Landwirtschaft. VI. 1908.—4. Kraus Gr. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle XV, 1880.— 5. Münch. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. 1930. — 6. Rasdorsky. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1925.

L. A. IWANOV

Zur Frage vom Einfluss des Windes auf den Baumwuchs

Zusammenfassung

Die Versuche sind im Laufe von drei Jahren, von 1930 — 1932, angestellt worden. Auf freier Fläche wurden 5 Ahornexemplare mit Stützen und 5 Exemplare ohne solche aufgezogen, die im Winde schwankten. Sorgfältige Messungen des Zuwachses der Sprossen, der Stämme und Wurzeln dieser und jener Exemplare haben folgendes erwiesen:

1) Das Schwanken im Winde hemmt den Wuchs sowohl der Wipfel-als auch der Seitentriebe, infolgedessen bleiben die ungestützten Exemplare sichtbar im Höhenwuchse zurück.

2) Der Dickenwachstum ist bei den dem Winde ausgesetzten Stämmchen nach der Stammbasis hin gesteigert und wird oberhalb schwächer als bei den gestützten Stämmchen. Also verstärkt der Wind die Abholzigkeit des Stammes.

3) Die Hauptursache der Abholzigkeit des Stammes ist jedoch nicht der Wind, sondern irgend ein anderer Faktor, da die Verstärkung des Zuwachses gegen die Stammbasis auch bei den gestützten Stämmchen zu vermerken ist. Der Wind verstärkt nur diese Ungleichmässigkeit im Dickenwuchse.

4) Im Wurzelsystem ist der Einfluss des Windes, infolge der Messungsschwierigkeit weniger deutlich vermerkt. Augenscheinlich jedoch wird auch hier der Wurzelwuchs in die Länge geschwächt.

5) Die Hauptursache der ungünstigen Windwirkung auf den Wuchs ist die Hemmung des absteigenden Saftstromes infolge des Biegens der Triebe im Winde.

6) Die günstige Stützwirkung kann zur Verstärkung des Höhenwuchses bei Kulturen verwendet werden.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 3
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 3

Л. А. ИВАНОВ

О влиянии затемнения ствола на рост древесины

(Получено 7/II 1934)

Десять лет назад появилась статья[1] проф. Эйтингена „К учению о сложных формах насаждений", где сообщались результаты 12-летнего опыта с покрытием стволов сосны деревянными коробками. Опыты имели целью выяснить влияние отенения подлеском и подростом на рост и строение годичного кольца ствола. Для этого в 35-38 летнем сосновом насаждении были закрыты комлевая часть и часть ствола под кроной. Нижняя коробка покрывала ствол на протяжении 4 *м* от земли, а верхняя — на высоте 7,3 *м.* на протяжении 1,7 *м.* Коробки были сделаны из горбылей (нижняя) и досок (верхняя), которые имели толщину 5 *см* и отстояли от поверхности ствола на 3-5 *см.* Через 12 лет одно из опытных деревьев и такое же контрольное были срублены и исследованы: ширина годичных колец и поздняя древесина в различных частях ствола. В среднем за 12 лет обнаружилось:

	Ширина кольца в *мм*			% летней древесины		
	Нижняя затемн.	Открыт.	Верхняя затемн.	Нижняя затемн.	Открыт.	Верхняя затемн.
Опыт . . .	0,62	0,72	0,81	52,2	47,6	40,4
Контроль .	0,74	0,70	0,82	37,8	49,5	47,4

Приведенные цифры указывают, что затенение коробкой в нижней части ствола уменьшает на 16,2% ширину годичного кольца и на 14,4% увеличивает процент поздней древесины. т. е. значительно улучшает качество древесины. В течение 12 лет эти изменения постепенно усиливаются. В первые 3 года изменений почти нет, во втором трехлетии ширина слоя падает на 10,3%, в третьем на 30,3% и наконец в четвертом на 42,9%. Подобным же образом процент поздней древесины в первые два трехлетия почти не увеличивается под влиянием затемнения, в последние же два трехлетия почти удваивается. Что касается верхней части ствола, то здесь затемнение почти не дает никакого эффекта. Ширина кольца остается такою же, как и у незатененного дерева, а процент поздней древесины даже несколько падает. Какого-либо объяснения этих фактов автор не дал.

Приведенные наблюдения настолько интересны в практическом и теоретическом отношениях, что дальнейшая их разработка при разных условиях представляется чрезвычайно желательной. В виду этого имеет интерес небольшой опыт, который был поставлен мною на опытном участке кафедры физиологии растений Ленинградской лесотехнической академии с несколько иною методикой, чем опыты проф. Эйтингена. К сожалению, этот опыт, по независящим от меня причинам (см. предыдущую статью), я вынужден был прервать уже через 3 года без надежды его возобновить. Сообщаю поэтому то немногое, что за этот короткий срок получилось.

---

[1] „Сельское хозяйство и лесоводство". 1923, № 11.

Опыт был поставлен в небольшой группе сосен и елей в возрасте 40 лет. На 2 соснах и 2 елях стволы были плотно обернуты четырьмя слоями рогожи, которые были прикреплены к столбу кольцами из железной проволоки в 2 местах.

Каждая покрышка находилась на высоте 1 *м* от земли и закрывала ствол на протяжении всего 50 *см*. Через 3 года все 4 дерева были срублены и произведены измерения ширины годичного слоя и поздней древесины в середине покрытой части в 2 местах: 20 *см* отступя вниз от верхнего края и 20 *см* вверх от нижнего края покрышки. Для сравнения служили измерения в 2 неприкрытых местах того же ствола, а именно на 5 *см* вверх от верхнего края покрышки и на 5 *см* вниз от нижнего края покрышки. В каждом из этих мест на поперечном сечении измерялась ширина годичного слоя в 2 взаимно-перпендикулярных направлениях и в них же поздняя древесина. Измерению подвергались 3 последних годичных слоя, образовавшихся за время опыта, и 3 слоя, образовавшихся за предшествующие годы. Сводная таблица полученных результатов представлена в виде абсолютных (в *мм*) и относительных (в %) величин, указывающих, как изменилась ширина кольца и слоя поздней древесины во время опыта по сравнению с теми же величинами до опыта в открытых и затемненных частях ствола.

Места измерений открытой части выше покрышки названы в таблице верхними (верхн.), места ниже ее—нижними (нижн.). В затемненной части эти обозначения означают ее верхнюю и соответственно нижнюю половину. В рубрике „средн." приводится среднее арифметическое верхнего и нижнего измерения.

Рассматривая цифры нижеследующей таблицы, прежде всего можно отметить, что прирост кольца и прирост поздней древесины во всех деревьях за годы опыта, вообще, как в затемненных, так и открытых частях упал и составляет только часть прироста до опыта. Однако, это падение не совсем одинаково в затемненных и открытых местах. При сравнении средних из верхней и нижней пробы в той и другой частях оказывается, что у ели затемнение на обоих экземплярах дает значительно большее снижение прироста. А именно, у ели I уменьшение ширины годичного кольца в открытых частях ствола равно 19,23%, тогда как в затемненных оно доходит до 30,59%. У ели II это влияние затемнения также заметно, но выражено слабее. В открытых частях годичное кольцо уменьшилось на 43,56%, а при затемнении на 52,95%. Что касается поздней древесины, то % ее у ели I под влиянием затемнения мало изменился (27,9 вместо 26,6%), тогда как во втором случае у ели II он заметно повысился (38,2 вместо 33,1%). Таким образом ель, как порода более чуствительная к внешним воздействиям, уже в первые три года затемнения обнаруживает то, что на сосне проф. Эйтинген наблюдал только после этого срока. У ели также заметна в затемненной части задержка в росте годичного кольца в целом, и качество откладываемой древесины улучшается вследствие увеличения процента поздней древесины.

Что касается сосны, то в полном соответствии с тем, что наблюдал проф. Эйтинген, за первые три года рост годичного кольца в затемненной и открытой частях был почти одинаков, и только

	ЕЛЬ																	
	Открыто									Затенено								
	Годичное кольцо			Поздняя древесина			% поздней древес.			Годичное кольцо			Поздняя древесина			% поздней древес.		
Место измерения	Верхн.	Нижн.	Средн.	Верхн.	Нижн.	Средн.	Верхн.	Нижн.	Средн.	Верхн.	Нижн.	Средн.	Верхн.	Нижн.	Средн.	Верхн.	Нижн.	Средн.
Дерево I																		
До опыта .	1.276	1.438	1.357	0,269	0.377	0.323	21.08	26.22	23.80	1.3555	1.372	1.363	0.360	0.335	0.347	26.56	24.42	25,46
После опыта	1.103	1.089	1.096	0.282	0.302	0.292	25.57	27 73	26.64	0.935	0.957	0.946	0.256	0.272	0.264	27.38	28.42	27.91
Разница в *мм* . . .	—	—	— 0.261	—	—	— 0.031	—	—	+ 2.84	—	—	— 0.417	—	—	— 0.083	—	—	+ 2.45
Тоже в %	—	—	— 19.23	—	—	— 9.60	—	—	+ 11.92	—	—	— 30.59	—	—	— 23.92	—	—	+ 9.62
Дерево II																		
До опыта .	1.031	1.173	1.102	0.225	0 270	0.247	21.82	23.02	22.41	1.060	0.977	1.018	0.215	0.227	0,221	20.28	23.23	21.71
После опыта	0,617	0.628	0.622	0.204	0.209	0.206	33 06	33.28	33.12	0.460	0.498	0.479	0.188	0.178	0.183	40.87	35.74	38.20
Разница в *мм* . . .	—	—	— 0.480	—	—	— 0.041	—	—	+ 10.71	—	—	— 0.539	—	—	— 0.038	—	—	+ 16.49
Тоже в %	—	—	— 40.56	—	—	— 16.60	—	—	+ 47.79	—	—	— 52.95	—	—	— 17.19	—	—	+ 75.96
СОСНА																		
Дерево I																		
До опыта .	1.193	1.267	1.230	0.268	0.318	0.293	22.46	25.10	23.82	1.171	1.300	1.235	0.283	0.328	0.305	24.17	25.23	24.70
После опыта	0.654	0.533	0.593	0.152	0.108	0.133	23.24	20.26	22.43	0.570	0.641	0.605	0.134	0.171	0.152	23.51	26.68	25.12
Разница в *мм* . . .	—	—	— 0.697	—	—	— 0.160	—	—	— 1.39	—	—	— 0.630	—	—	— 0.153	—	—	+ 0 42
Тоже в %	—	—	— 56.67	—	—	— 54.61	—	—	— 5.84	—	—	— 51.01	—	—	— 50.16	—	—	+ 1.70
Дерево II																		
До опыта .	1.409	1.4[illegible]	1.423	0.322	0·298	0.310	22.85	20.73	21.78	1.471	1.412	1.441	0.396	0.241	0.318	26.92	17.06	22.68
После опыта	0.756	0.[illegible]	0.663	0.389	0.161	0.250	44.84	28.24	37.71	0.764	0.648	0.706	0.319	0.242	0.280	41.75	37.24	39.66
Разница в *мм* . . .	—	—	[illegible]	—	—	— 0.06	—	—	+ 15.93	—	—	— 0.735	—	—	— 0.038	—	—	+ 16.98
Тоже в %	—	—	[illegible]	—	—	— 19.35	—	—	+ 74.05	—	—	— 51.00	—	—	— 11.95	—	—	+ 74.87

процент поздней древесины при затемнении у сосны I немного увеличился (25,12 вместо 23,43%).

Как уже указывалось, опыт пришлось прервать, и более ясных результатов для сосны наблюдать не удалось.

Как же объяснить влияние затемнения на работу камбия? Прежде всего отметим, что производимое затемнением повышение процента поздней древесины является у хвойных простым следствием сокращения годичного кольца, которое у хвойных уменьшается главным образом за счет уменьшения летней древесины. Абсолютного увеличения слоя поздней древесины (в *мм*) у ели совсем не наблюдалось, у сосны же оно было незначительным. Проф. **Эйтинген** также не обнаружил его в среднем приросте за 12 лет. Таким образом, основным фактом является уменьшение ранней древесины под влиянием затемнения. Так как образование этой древесины приурочено к определенной части вегетационного периода, длящегося у нас от пробуждения камбия до конца июня, то естественно искать причину действия затемнения в изменении им внешних факторов именно в эту часть периода.

Какие же изменения могут действовать при затемнении ствола? Наиболее вероятно, что при этом действует не столько устранение света, сколько связанное с прикрытием ствола изменение в тепловом режиме. Оно ослабляет прогревание ствола солнечными лучами весною, когда температура воздуха часто является ограничивающим фактором роста. Вследствие этого в покрытой части ствола камбий весною должен пробуждаться позднее и работать при менее благоприятной температуре, чем в открытых частях. Это ослабляет его работу в это время вегетационного периода и вызывает уменьшение слоя ранней древесины. Следует добавить, что в защищенной покрышкою части ствола осенью, вероятно, температура держится несколько выше, чем в открытых частях ствола. Возможно, что это обстоятельство, позволяя более длительную работу камбия осенью, может вызывать в некоторых случаях увеличение слоя поздней древесины. Кроме того, прикрытие ствола, вероятно, ослабляет испарение через кору и тем может влиять на водный режим камбия. Однако, испарение в этом случае по Мюнху[1] так слабо, что влиянием этого фактора трудно объяснить наблюдавшееся при затемнении ослабление роста ранней древесины.

Непосредственное действие света на камбий через толстую кору мало вероятно, хотя и не вполне исключается, если припомнить случаи действия света на семена, покрытые толстою оболочкой у некоторых растений. Впрочем, оно и здесь является до сих пор довольно загадочным.

Итак, наиболее вероятно, что при затемнении изменение температуры ствола влияет на работу камбия. Высказывая это предположение, Дождет оговориться, что пока оно не объясняет всех особенностей можен. [illegible]егося действия затемнения. Так, остается неясным, почему у[illegible]чной клеен[illegible]анение света отзывается на работе камбия не в первый год, [illegible]енная ж[illegible]через три вегетационных периода. Непонятно также, почему, [illegible]дения [illegible]казывает проф. Эйтинген, камбий в верхней части ствола на за[illegible]1923 г. совсем не реагирует. Полное объяснение требует дальнейшего экспериментального исследования, для которого ель, как более чувствительная и быстро реагирующая порода, вероятно, будет более благоприятным объектом, чем сосна.

Независимо от объяснения влияния на прирост прикрытия ствола, явление это само по себе уже сейчас представляет интерес для культуры древесных пород. Введением подлеска можно снизить прирост в нижней части ствола и, следовательно, сделать его менее сбежистым, более полнодревесным (близким к цилиндру) и в то же время повысить качество древесины, которая будет более мелкослойной и относительно более богатой толстостенными трахеидами позднего слоя. В условиях более интенсивной культуры зеленого строительства того же можно достичь, применяя прикрытие ствола, которое иногда практикуется и в настоящее время с целью защиты от механических повреждений. Следует еще отметить, что, если прикрытие ствола сопровождается указанными изменениями в приросте, то обратно—осветление ствола при рубке соседних деревьев должно сопровождаться противоположными изменениями, т. е. увеличением прироста в нижней части ствола с увеличением сбежистости и ухудшением качеств древесины. Это действительно и наблюдается в так наз. „световом приросте“, положительный эффект которого ослабляется указанными недостатками.

---

[1] Münch. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. 1930.

Таким образом, в световом приросте древесины свет участвует только косвенно, усиливая развитие кроны, которая дает больше материала для постройки древесины. Распределение же получаемой из этого материала древесины по стволу зависит не от света, а от раскачивания ветром (см. предыдущую статью) и нагревания его солнцем.

Громадная разница в габитусе дерева, растущего в лесу и открыто, объясняется не частичною этиолизацией, от затенения, а целым комплексом условий, складывающимся различно в лесу и на открытом месте. Боковое отенение соседними деревьями вызывает отмирание и опадение ветвей или так наз. „очищение ствола“, которое коррелятивно сопровождается усилением роста в высоту. В этом же направлении действует ослабление качаний ветром. Кроме того, это ослабление вместе с затемнением подлеском увеличивает полнодревесность ствола. Так образуются стройные колонны деревьев в лесу, которые, однако, можно, вырастить вне леса, искусственно, приняв во внимание только-что указанные факторы.

L. A. IWANOV

Vom Einfluss der Stammbeschattung auf die Arbeit des Kambiums

Zusammenfassung

Im Jahre 1928 fand Prof. Eitingen, dass bei der Beschattung des unteren und oberen Teiles des Kiefernstammes im Laufe von 12 Jahren der Holzzuwachs im unteren Teile abnahm, aber der Prozentsatz des Spätholzes zunahm. Im oberen Teile wurde ein derartiger Einfluss nicht beobachtet. Solcherart wirkt die Beschattung des Stammes durch [illegible] Unterholz und den Unterwuchs im Walde günstig auf die Stam[illegible] ein, macht den Baum vollholziger und hebt die Qualität des H[illegible]

Der Autor wiederholte den Versuch von Prof. Eitinge[illegible] 40-jährigen Kiefer und Fichte, den er genötigt war nac[illegible]ren zu unterbrechen. Die Kiefer ergab in dieser Zeit keine[illegible]ied im Zuwachs, die Fichte hingegen zeigte nach drei Jahr[illegible]ben Veränderungen im Zuwachs des beschatteten Teils, die [illegible] Eitingen an der Kiefer während einer längeren Periode beobachtet hatte. Als wahrscheinliche Ursache solcher Wirkung muss nicht der Mangel an Licht als solcher betrachtet werden, sondern das Temperatursinken des Stammes, der von den Sonnenstrahlen geschützt wird. Ein derartiges Sinken der Temperatur hemmt die Arbeit des Kambiums im Frühjahr, weil die Temperatur zu dieser Zeit als begrenzender Faktor wirkt.

Г. Х. МОЛОТКОВСКИЙ

Опыты по проверке теории Мюнха

(Получено 8/III 1934)

Исследования Мюнха о передвижении в растении пластических веществ дают массу ценного экспериментального материала, отличаются оригинальностью и простотой в постановке некоторых опытов и открывают новый путь к работам и пониманию движения сока по ситовидным трубкам. Однако, схематичность и неясность в некоторых моментах его опытов и выводов требуют критического подхода и проверки.

В данном случае имеются в виду опыты по выделению воды из камбия. Мюнх это выделение констатировал на отнятой коре дерева, которую обворачивал гутаперчей или промасленной бумагой и собирал сок в прикрепленный снизу сосуд.

Проверка этого опыта в нашей постановке была несколько видоизменена. Отнятый от древесины кусок коры длиной в 110 *см* и шириной в 2,5 *см*, но имевший связь вверху со стволом, вставлялся в стеклянную трубку. Снизу трубки прикреплялась бюретка с делениями, что давало возможность производить отсчитывание поступающего сока с точностью до 1/100 *см*^{3}.

Вверху трубка затыкалась ватой и замазывалась пластилином (Арцыховский, 4) следующего состава:

1. Мела	1,2
2. Канифоли	6,0
3. Олифы	1,0
4. Парафина	12,0

Для защиты от атмосферных осадков над стеклянной трубкой к стволу дерева в два этажа приклеивались смолой листы пергамента. Дождевой или какой-нибудь иной воде доступ в трубку был невозможен. Сами трубки были обвернуты тонким слоем ваты и подстилочной клеенкой, что защищало их от резких влияний внешней среды. Выделенная жидкость бралась ежедневно из бюретки для анализа.

Наблюдения производились в течение почти 3 месяцев в 1932 г. и 3 декад в 1933 г. над выдавливанием жидкости камбием следующих растений: *Picea excelsa*, *Tilia cordata*, *Juglans regia*, *Acer platanoides* и *Acer negundo*.

Как видно из прилагаемой таблицы № 1, выделения прекратились у разных растений в разные сроки. Дальше всех выделял отрезок коры ореха № 2, а именно: до 22 октября. У него же в конце июля начал образовываться каллюс. Этот кусок коры с каллюсом был обвернут на зиму соломой и вышел к весне жизнеспособным, продолжая в течение вегетационного периода 1933 г. утолщать наплыв.

ТАБЛИЦА 1[1]

TABELLE 1[1]

Количества выделенной камбием жидкости в $см^3$ в дневные и ночные часы

Год, месяц и число. Jahr, Monat, Datum.	Picea excelsa	Tilia cordata	Juglans regia № 1	Juglans regia № 2	Acer platanoides	Acer negundo
1932 1/VII	—	0,66[2] 0,05[3]	1,15 0,01	—	0.85 cm[3] 0,05 cm[3]	—
2/VII	1.175 0,025	1,64 0,03	0,6 0,06	—	0,7 0,025	0,625 0,05
3/VII	0,65 0,025	0,04 0,01	0,57 0,045	—	0,05 0,025	0,3 0,05
4/VII	0,175 0,025	0,03	0 3 0,035	—	0,025 0,01	0,75 0,05
5/VII	0,925 0,1	0 43 0,02	1,425 0,08	—	0,14 0,35	1,00 0,125
6/VII	1,3	0,48 0,02	1,7	—	0,5 0,025	0,725 0,025
7/VII	1,025 0,05	0,42 0,015	1.21 0,04	—	0,525 0,015	0,625 2,05
8/VII	1,13 0,025	0,293	1,10 0,2	—	0,37	0,620 0,02
9/VII	0,925 0,01	0,215 0,01	0,84 0,03	—	0 445 0,01	0,37 0,02
19/VII	0,275 0,03	0,14 0,01	0,24 0,04	1,72 0,46	0,05 0,015	0,325 0,02
20/VII	1,125 0,04	0,21 0,01	0,34 0,01	2,83 0,26	0.11 0,01	0.35 0,02
21/VII	0,8 0,03	0.165 0,01	0,12 0,02	2,84 0,16	0,15 0,01	0,25 0,02
22/VII	0,02 0,00	0,18 0,01	0,02 0,00	0,46 0,02	0,125 0,00	0,04 0,01

---

[1] Цифровые данные приводятся лишь за некоторые дни.

[1] Man gibt die Ziffern nur für einige Tage.

[2] Днем $8^h - 10^h$. Am Tage $8^h - 10^h$.

[3] Ночью $10^h - 8^h$. In der Nacht $10^h - 8^h$.

Продолжение таблицы I

Год месяц и число Jahr, Monat, Datum	Picea excelsa	Tilia cordata	Juglans regia № 1	Juglans regia № 2	Acer platanoides	Acer negundo
23/VII	$\frac{0,02}{0,00}$	$\frac{0,01}{0,01}$	$\frac{0,00}{0,00}$	$\frac{0,46}{0,02}$	$\frac{0,1[illegible]5}{0,00}$	$\frac{0,045}{0,01}$
24/VII	$\frac{0,02}{0,00}$	$\frac{0,[illegible]2}{0,01}$	$\frac{0,00}{0,00}$	$\frac{0,[illegible]4}{0,03}$	0,00 0,00	$\frac{0,03}{0,01}$
8/VIII	$\frac{0,1}{0,05}$	$\frac{0,5}{0,001}$	$\frac{0,0[illegible]}{0,00}$	$\frac{0,08}{0,03}$	—	—
10/VIII	$\frac{0,05}{0,00}$	$\frac{0,08}{0,01}$	$\frac{0,00}{0,00}$	$\frac{1,4}{0,[illegible]1}$	—	—
13/VIII	$\frac{0,1}{0,02}$	$\frac{0,19}{0,02}$	$\frac{0,07}{0,02}$	$\frac{2,6}{0,02}$	—	—
14/VIII	$\frac{0,2}{0,02}$	$\frac{0,22}{0,[illegible]1}$	$\frac{0,17}{0,02}$	$\frac{2,[illegible]5}{0,19}$	—	—
15/VIII	$\frac{0,[illegible]}{0,0[illegible]}$	$\frac{0,25}{0,01}$	$\frac{0,18}{0,01}$	$\frac{2,6}{0,2}$	—	—
16/VIII	$\frac{0,18}{0,05}$	$\frac{0,25}{0,0[illegible]}$	$\frac{0,115}{0,01}$	$\frac{2,65}{0,[illegible]6}$	—	—
17/VIII	$\frac{0,18}{0,02}$	$\frac{0,17}{0,01}$	$\frac{0,[illegible]5}{0,05}$	$\frac{2,70}{0,[illegible]}$	—	—
11/X	—	—	—	0,91	—	—
12/X	—	—	—	1,5	—	—
13/X	—	—	—	1,0	—	—
14/X	—	—	—	1,1	—	—
15/X	—	—	—	0,7	—	—
16/X	—	—	—	1,0	—	—
17/X	—	—	—	0,75	—	—
18/X	—	—	—	0,6	—	—
19/X	—	—	—	0,65	—	—
20/X	—	—	—	0,7	—	—
22/X	—	—	—	0,5	—	—

---

[1] Днем $8^h - 10^h$. Am Tage $8^h - 10^h$. Выделений далее не было.
На дереве небольшое количество листьев.

У *Acer platanoides* прекратилось выделение жидкости через 25 дней, у *Acer negundo* через 38 дней. У обоих видов отнятая кора почти с первого дня была поражена грибками, что и послужило причиной скорого отмирания камбия. У *Tilia cordata* прекратилось выделение через 62 дня, у *Acer negundo* через 63 дня и у *Juglans regia* № 1 через 67 дней. У этих растений поражение грибками наблюдалось значительно позже.

Выделение жидкости имело место почти ежедневно. Нужно отметить, что обворачивая с самого начала опыта по Мюнху трубки с корой только вощеной бумагой, замечалось более интенсивное выделение, как результат резкого влияния температуры. К концу выделение жидкости уменьшилось. Заметна ясная суточная периодичность с максимумом выделения жидкости в дневные часы (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

TABELLE 2

Суточная периодичность в выделении камбием жидкости в *см*^{3}

Год, месяц и число, Jahr, Monat, Datum.	Часы Stunden	Picea excelsa	Tilia cordata	Juglans regia	Acer negundo	Acer platanoides
1932 7/VII	$8^h - 10^h$	0,01	0,00	0,21	0,00	0,00
	$10^h - 12^h$	0,02	0,01	0,22	0,05	0,01
	$12^h - 14^h$	0,05	0,01	0,17	0,12	0,02
	$14^h - 16^h$	0,17	0,09	0,15	0,17	0,15
	$16^h - 18^h$	0,19	0,07	0,22	0,12	0,10
	$18^h - 20^h$	0,17	0,06	0,06	0,10	0,07
	$20^h - 22^h$	0,07	0,02	0,04	0,02	0,05
	$22^h - 24^h$	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02
9/VII	$8^h - 10^h$	0,02	0,00	0,14	0,01	0,00
	$10^h - 12^h$	0,03	0,01	0,09	0,02	0,01
	$12^h - 14^h$	0,04	0,01	0,17	0,06	0,03
	$14^h - 16^h$	0,12	0,03	0,12	0,12	0,12
	$16^h - 18^h$	0,17	0,06	0,17	0,11	0,13
	$18^h - 20^h$	0,14	0,03	0,06	0,07	0,09
	$20^h - 22^h$	0,07	0,02	0,05	0,05	0,04
	$22^h - 24^h$	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01

Анализ этой жидкости у всех подопытных растений, кроме ореха № 2, показал наличие сахара. В выделениях ореха № 2 органических веществ при многих анализах (19) констатировать не пришлось. Жидкость представляла собой прозрачную воду.

Характерное явление наблюдалось у *Tilia cordata*, *Acer negundo* и *Juglans regia* № 1. В первые два дня после отрыва коры приходилось устанавливать присутствие сахаров, и в последующие 2-3 дня — лишь следы и, наконец, через 4, 5, 6, 7 и 8 дней чистую воду. После этого до конца опыта жидкость мутнела и показывала присутствие разных органических веществ. Объяснение этому находим в том, что очевидно перерезанные ситовидные трубки в отнятой коре в первые дни выделяют пластические вещества, которые смешиваются с водой, выдавленной камбием. В дальнейшем, после заживания нанесенных ран, эти выделения представляют воду до момента развития грибков, которые приносят последующее загрязнение. Такое же явление имело место в первые два дня и у ореха № 2 с той разницей, что в дальнейшем жидкость представляла собою воду до конца вегетации растения.

Это и предыдущие наблюдения заставляют критически подойти к тем выводам, которые сделали амстердамские физиологи Weevers и Westenberg, проверяя на аналогичном опыте теорию Мюнха; это—единственная, насколько нам известно, критическая работа по проверке этого опыта Мюнха, с которой удалось познакомиться нам при окончании наших опытов.

Их вывод сформулирован в следующем выражении... „so muss diese in Bezug auf die obenbeschriebenen Versuche doch gewiss mit grosser Skepsis betrachtet werden".

В опытах Weevers и Westenberg почти всегда имело место поражение камбия грибком, и для избежания возможных ошибок авторы отказались от продолжительных наблюдений, сократив срок их в кажом отдельном случае до 4 - 5 дней.

Исходя из наших наблюдений, ими в эти сроки и не могло быть получено выделений камбием чистой воды. При продолжительном наблюдении возможно было бы получить на отрезке коры каллюс, хотя бы в единичном случае, как в нашем опыте (орех № 2), что свидетельствовало бы о деятельности камбия и дало бы возможность в полученной жидкости признать воду. Такие опыты не всегда бывают удачны, имея в виду прежде всего поражение камбия грибком, и продолжительное наблюдение в разные фазы развития растения гарантирует от возможных ошибок.

В 1933 г., для проверки полученных результатов, опыты были продолжены на отнятой коре липы и ореха. Как и в 1932 г., на отрезке коры *Juglans regia* образовался каллюс. Выделенная же жидкость представляла воду.

Предполагая, что вырезанный и вставленный в стеклянную трубку кусок коры мог выделять органические вещества перерезанными ситовидными трубками и что возможно загрязнение жидкости случайно оторвавшимися кусочками коры и т. п., был поставлен еще такой опыт. К оторванному куску коры со стороны расположения камбия с большой осторожностью прикреплялся содовой мазью стеклянный, диаметром в 3 *см*, с отогнутыми краями пузырек с отверстием-отдушиной. Кора, вместе с пузырьком, вставлялась в стеклянную трубку, как и в предыдущих опытах для защиты от высыхания. Нужно заметить, что такие эксперименты не всегда были удачны, благодаря отмиранию камбия. В положительном случае у ореха и липы удавалось собирать небольшие количества до $^1/_{30}$ — $^1/_{60}$ $см^3$ жидкости, которая представляла собою воду.

Итак, эксперименты наши в основном подтверждают аналогичные опыты Мюнха.

Каменец-Подольск
Ботанический Сад.

Литература

1. Münch, E. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. 1930. Jena. — 2. Münch, E. Ergänzende Versuche über Stoffbewegungen. Bericht d Deutsch Bot. Gesell ch. B. 50, H. 8, S. 407-426. 1932 — 3. Weevers, Th. und Wes enberg, J. Versuche zur Prüfung der Münchschen Theorie der Stoffbewegungen in der Pflanze. Rep. fr Proc. of Koning. Akad van Wetenschappen'e. Amsterdam. Vol. XXXIV. № 8, 1931. — 4. Arcichovsky und Ossipov, A. Untersuchungen über die Saugkraft der Pflanzen. Planta. Bd 14, H. 3/4 S. 545-551. 1931.

G. CH. MOLOTKOWSKY

Die Kontrollversuche der Theorie von Münch

Zusammenfassung

Es wurde vom Holzstoffe ein Stück Rinde 110 cm. lang und 2.5 cm. breit, das mit dem oberen Teil des Stammes verbunden blieb, genommen und in ein Glasrohr gesetzt. Dieses hat en unten eine Bürette zum Aufnehmen der ausfliessender Flüssigkeit. Oben war das Glasrohr mit Watte zugestopft und mit Plastelina verkittet. Ausserdem umwickelte man das Rohr mit Watte und Wachstuch. Die Flüssigkeit wurde täglich aus der Bürette zur Analyse genommen. Die Beobachtungen wurden während drei Monaten im Jahre 1932 und im Jahre 1933 während dreier Dekaden an folgenden Pflanzen ausgeführt: *Picea excelsa*, *Tilia cordata*, *Juglans regia*, *Acer platanoides* und *Ac. negundo*. Die Absonderung des Wassers vom Kambium konnte man während der ganzen Periode bei *Juglans regia* № 1 beobachten. Auf dem Kambium derselben bildete sich Ende July Kalüss, der überwinterte und bis jetzt seine Lebensfähigkeit bewahrt hat. In den übrigen Pflanzen erwies die Analyse der Flüssigkeit infolge des Bewachsens des Kambiums mit Pilzen Zucker-und sogar Eiweissgehalt Augenscheinlich wurde die Flüssigkeit durch die Pilze verunreinigt.

Im allgemeinen bestätigen die Experimente die analogen Versuche und Schlussfolgerungen von Münch.

Kamienetz-Podolsk
Botanischer Garten.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 3
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 3

Т. В. ЩЕПКИНА

О принципах устройства и действия механизма устьичного аппарата у растений [1]

С 1 табл. рисунков

(Получено 10/I 1934)

Данное сообщение является второй частью опубликованной уже работы автора, касающейся исследования при помощи микрохимических методов локализации пектиновых и подобных им коллоидных веществ у растений, с указанием и физико-химических свойств этих веществ. [2] В результате первой части работы было высказано соображение, что коллоидные вещества у растений играют главнейшую роль в перераспределении воды между тканями, поддерживая постоянным водный режим жизнедеятельных клеточек. В доказательство высказанных соображений приводятся данные о накоплении у растений больших количеств веществ коллоидного характера, при условии их обитания в местах сильной инсоляции и транспирации при затруднительном водоснабжении. Кроме того было обращено особое внимание на строение кутикулы у растений, и твердо установлена ее архитектура опять-таки на растениях пустыни, где картина вырисовывается резко и выпукло.

В данном же сообщении все внимание будет посвящено почти исключительно последнему вопросу с целью доказать важность этого явления в деле устройства и действия устьичного или газообменного аппарата у растений. Эти наблюдения дали возможность разобраться в тонком и сложном механизме газообменного аппарата и объяснить причину различного состояния устьиц как в разные часы суток, так и при различных условиях окружающих растение почвенно-метеорологических факторов, что до сих пор оставалось загадочным, несмотря на колоссальную литературу по этому вопросу.

Как будет видно из дальнейшего, большинство имеющихся в литературе данных о причинах изменения величины отверстий устьиц касаются, главным образом, поведения самой клетки и изменения ее объема, т. е. вопросов второстепенных и их косвенного значения, характеризующих уже детали и частные случаи этих явлений. Чтобы судить о действительной ценности произведенных ранее наблюдений, их необходимо поставить в связь с законами коллоидной химии и равновесия масс Доннана. (Обычно же принимается во внимание исключительно осмотическое давление, которое в данном случае играет совсем не единственную роль). Так, например, периодическое появление в устьичных клетках сахаров, масел, крахмала и т. п. органических соединений, как и различных солей, необходимо рассматривать, как приспособление для защиты самой клетки против внезапных и вредных явлений, связанных с обезвоживанием, т. е. с изменением водного режима, так как эти вещества, способствуя притяжению воды, устраняют резкие колебания процента оводнения живой протоплазмы. Правильность данного рассуждения давно указывалась в литературе, в доказательство чего еще в 1900 г. И. П. Бородин (3) приводит опыты со срезами бегонии, указывая, что по мере усыхания листа сжимаются наружные клетки эпидермиса, тогда как хлорофиллоносная ткань в размерах своих остается постоянной (стр. 116).

---

[1] Печатается в дискуссионном порядке, так как убеждение автора, обусловливающее так называемую „игру устьиц“ чисто физическим набуханием и обезвоживанием кутикулярных слоев оболочки и ее пектиновых веществ, слишком расходится с общепринятым взглядом на это явление. *Редакция*

[2] См. Т. В. Щепкина. Бот. Журн. СССР, т. 18, № 3 (1933).

К этому еще следует добавить опять-таки замечания И. П. Бородина о том, что устьичные клетки тем отличаются от других клеток эпидермиса, что они не сообщаются с содержимым соседних клеток и представляют из себя замкнутую систему, чем и объясняется присутствие у них хлорофилла, в противоположность прочим клеткам эпидермиса (стр. 19). Следующее важное замечание Бородина заключается в том, что действие устьичного механизма до известной степени зависит от изменения слоев кутикулы. „Стенки замыкающих клеток обыкновенно утолщены неравномерно: там, где находятся оторочки, оболочка толще, тонка лишь стенка, отделяющая замыкающую клетку от соседней клетки кожицы, и средняя часть стенки, обращенной к самому устьицу. Это неравномерное утолщение стенок имеет известное значение для механизма устьиц“.

Подтверждение доказательства о роли стенок в процессе изменения устьичных отверстий мы находим у Стольфельта (Stålfelt), многолетние наблюдения которого ясно доказали влияние не только стенок одних устьичных клеток в деле изменения устьичных отверстий, но и всех тканей листа, из которых главная роль принадлежит эпидермису. Ясно установлена им зависимость механизма действия устьиц от степени оводнения тканей, с одной стороны, как и от действия солнечных лучей на этот процесс — с другой, хотя „О сущности действия самого механизма ничего неизвестно“, говорит указанный автор (стр. 336).

Возможно, что степень и распределение утолщений устьичных стенок, как и всей кутикулы, в смысле соотношения слоев (верхнего и нижнего), будут очень отличаться у растений разных экологических условий, например, у растений пустыни и растений влажного климата тропиков.

В результате многосторонних исследований Стольфельт (12) приходит к заключению, что растения различных видов и, тем более, экологических типов не одинаково реагируют на одни и те же факторы, вследствие чего необходимо осторожно относиться к признанию правильности выводов для неповрежденного листа (стр. 188).

В настоящем сообщении взяты в качестве примера растения почти исключительно засушливых мест и растения пустыни, в виду резко выраженных особенностей в строении их устьиц и кутикулы: последняя у них настолько утолщена, что устьичные клетки состоят почти из одних стенок. Вследствие обнаружения указанных особенностей у растений пустыни и явилась возможность отгадать законы, управляющие движением устьичного аппарата, по которым и построены схемы главных моментов состояния его в течение суток. Обнаружены же эти особенности автором были при изучении локализации пектиновых и других коллоидных веществ, как и веществ маслянисто-смолистого вида микрохимическими методами.

В результате работы было установлено, что кутикула у растений состоит из двух совершенно различных по химической природе и физическим свойствам веществ. Различие этих слоев и их реакции на окружающие их условия и являются главной причиной действия устьичного аппарата, о которой и будет здесь изложено.

Вопросы второстепенного значения, влияющие до известной степени на изменение ширины устьичных отверстий, как появление в замыкающих клетках крахмала, сахаров и других органических соединений, в настоящем сообщении затрагиваться не будут по вышеуказанной причине, а будет затронуто описание лишь исключительно общих принципов устройства устьиц, как механического аппарата, действующего на основе общих физических законов механики.

Итак, верхний, более тонкий слой кутикулы по характеру является близким воскам, смолам, маслам и подобным им веществам, которые при обыкновенных условиях почти не растворимы в воде и не смешиваются с нею, вследствие чего только этот тоненький слой ее является непроницаемым для воды (кроме случаев каких-либо повреждений или изменений) и защищающим растение от иссушения.

Нижний же более толстый слой кутикулы состоит из веществ совершенно иного порядка и по характеру, как и по физическим свойствам является набухающим в воде коллоидом[1]. Главной составной частью этого коллоида необходимо считать пектиновые вещества с большим содержанием в них чистого пектина (методические указания по исследованию пектиновых веществ изложены в работе Т. В. Щепкиной, 15, о кенафе (см. литературу).

Являясь коллоидным веществом, нижний слой кутикулы способен, впитывая в себя воду, набухать, увеличиваясь в объеме, а также обезвоживаться, отдавая от себя воду, уменьшаясь в объеме. Следовательно, степень его оводнения и объем будут непрерывно изменяться. В тех случаях, когда у растений нижний слой кутикулы очень толст, или коллоидные вещества присутствуют у них в виде скоплений, как это наблюдается у некоторых растений жаркого климата или пустыни, и объем в процессе набухания и обезвоживания должен сильно изменяться, верхний слой кутикулы имеет неровное, большей частью складчатое строение. На поперечном разрезе эти складки подобны гармонике или кузнечным мехам, следовательно отчасти способны раздвигаться и сближаться (см. на рис. p, r, m, а также рисунки первой части работы).

Объяснить точно происхождение этих складок в настоящее время затруднительно за недостатком исчерпывающих данных в области растительных коллоидов. Возможно, они являются результатом действия на внешний слой окружающих резких атмосферно-метеорологических факторов — солнечных лучей, высокой температуры и сухости воздуха, стягивающих верхний слой кутикулы, при одновременном обезвоживании нижнего коллоидного слоя, т. е. его сжатии. Или же складчатость появляется в результате непрерывно увеличивающихся трещинок, которые могут образоваться при сильном набухании нижнего слоя кутикулы совместно со всем объемом листа. Днем при высокой температуре и сухости воздуха трещинки будут подсыхать, ночью же при новом оводнении коллоидного слоя будут образовываться снова и конечно на более слабых, т. е. на прежних местах, и так повторяясь изо дня в день, они будут углубляться. Высота складок верхнего слоя кутикулы или глубина их в нижнем слое тем больше, чем больше накоплено у растений веществ коллоидного характера. От степени изменения общего объема тела, покрытого этим слоем, зависит и архитектура его. Нижние острия складок верхнего слоя вклиниваются в нижний коллоидный слой кутикулы, представляя собой вместе с последним всегда одно общее целое (см. рисунки)[1]. Такая архитектура их скорее говорит за последнее предположение. Складчатое строение верхнего слоя кутикулы, как факт, ясно говорит за то, что это вещество не эластично, не растягивается и не сжимается, как каучук вслед за изменением объема нижнего слоя.

---

[1] Хотя химиками смолы, каучук, воска, масла и липоиды, набухающие, а затем растворяющиеся в бензине, хлороформе, сероуглероде, спирту, эфире и т. п. растворителях, также именуются коллоидами, но здесь этот термин будет указывать вещества, набухающие до растворения (некоторые) только в воде.

Если мы обратим внимание на физические свойства веществ, входящих в состав верхнего слоя, то мы увидим, что, например, „эфирные масла[2] растворяются в эфире, хлороформе, сероуглероде, нефтяном эфире, в спирту и частично в воде; при этом сами эфирные масла растворяются в жирных, являются растворителями смол, жира и т. д. Эфирные масла вообще летучи и способны осмоляться на воздухе. Одни из них, как померанцевое и розмариновое масло, сами по себе легко подвижны, водянисты, другие густо-смолисты. На воздухе же они все медленно окисляются, становясь плотнее, темнее, гуще. Запах ухудшается. Иногда они превращаются в густо-смолистую массу. Эти процессы ускоряются под влиянием действия света и высокой температуры (обычно их хранят в темном и холодном месте). При охлаждении эфирные масла частично затвердевают (стеароптен), и затвердевшие частички осаждаются в жидкой незастывшей части. При повышении температуры снова расплавляются. С водой они не смешиваются, но в некоторых случаях компоненты эфирного масла могут вступать в соединение с водой. В состав эфирных масел входят терпены, а терпены вступая в соединение с водой, дают твердые кристаллические гидраты. В состав эфирных масел входят кислоты, которые также способны видоизменяться при повышенной температуре“.

Вытекающая из поражений хвойных деревьев смола под действием воздуха высыхает, превращаясь в твердое тело.[3]

Большинство же жирных растительных масел так и называются высыхающими маслами. Следовательно смола, жирные и эфирные масла и др. вещества, близкие к ним, входящие в состав слоя кутикулы, на воздухе будут также видоизменяться (и конечно вновь притекать, для восстановления его) и при высокой температуре усыхать, становясь телами твердыми и ломкими. На указанных свойствах такого порядка веществ построено искусственное изготовление белил, лаков, красок, бакелитов и т. п. препаратов. Преобладание в наружном слое воска, как раз вещества малоэластичного, дает возможность предположить, что он образуется в результате превращения на воздухе из других, может быть, и очень близких к нему органических веществ, входящих в состав кутикулы. Это предположение кажется тем более вероятным, что воска встречаются преимущественно, если не исключительно, в покровных тканях. Из изложенного видно, что вещества верхнего слоя кутикулы очень непостоянны и тем скорее будут изменяться — улетучиваться, окисляться и затвердевать, чем будут ярче солнечные лучи, выше температура и суше воздух. Колебания атмосферно-метеорологических факторов в свою очередь также будут отзываться на внешнем слое кутикулы, видоизменяя составляющие его вещества. Если же вещество начнет улетучиваться, сгущаться и затвердевать, оно будет и уменьшаться в объеме, следовательно сжиматься. Процесс сжатия вещества с точки зрения физики рассматривается как работа, а всякая работа является результатом действия силы или сил, последние же возникают в процессе вышеуказанных видоизменений вещества под влиянием действующих на него внешних факторов. Если изменения будут глубокие и будут являться химическими процессами, то будут возникать внутримолекулярные силы. При физических же изменениях вещества, примером которых будет испарение, растворение, набухание, как и обезвоживание, будут возбуждаться междумолекулярные силы. Суммируясь, те и другие силы и будут выявляться в процессах сжатия или расширения объема вещества или в изменении поверхностного натяжения верхнего слоя его.

---

[1] Технически строение кутикулы лучше отпечаталось на рисунках первой части работы, куда и отсылает автор интересующихся.

[2] Базаров А. и Монтевердо Н. Душистые растения и эфирные масла. Физические свойства эфирных масел.

[3] Сравните с первой частью работы, где указано обилие всяких масел и смол у пустынных растений, чтобы понять возможность защит. свойств.

Если начнет сжиматься верхний слой, то он будет стягивать и подстилающий его нижний слой. Известно, что слой растопленного столярного клея, намазанный на стекле, затвердевая, так сжимается, что свертывает стекло до излома.

Если бы нижний коллоидный слой кутикулы растений был свободен, то он при сжатии верхнего слоя следовал бы за ним, изгибаясь, но будучи соединен с подстилающими его тканями, он не может следовать за верхним слоем, а, противодействуя ему, будет производить трещины на верхнем слое.

Если же, наоборот, нижний слой начнет видоизменяться, т. е. набухать или сжиматься, то он уже может повлечь за собой верхний слой кутикулы, и последний, как имеющий свободную поверхность, будет подчиняться действующей на него силе и деформироваться, т. е. собираться в складки при сжатии нижнего и растрескиваться при его набухании.

Факторы, воздействующие на растение в одном направлении, как прямые солнечные лучи, температура и сухость воздуха, будут тем резче отпечатываться на всем их организме, чем будет выше степень их действия. Внешний же слой кутикулы, как непосредственно соприкасающийся с воздухом и подвергающийся действию атмосферно-метеорологических явлений, особенно сильно будет испытывать их влияние. Чем ярче солнечные лучи, выше температура воздуха и меньше относительная влажность его, тем быстрее и глубже должны происходить изменения верхнего слоя кутикулы в сторону его деформации. Кроме того, весь водный баланс растения, а следовательно и нижний коллоидный слой кутикулы и инертные коллоидные вещества всего листа также будут в течение суток, в зависимости от напряжения тех или иных метеорологических факторов, сильно изменяться в объеме, следовательно также будут отзываться на внешнем слое в качестве внутренних факторов. В результате постоянного воздействия указанных факторов и архитектура этого слоя должна быть особенная. Действительно, только у растений мест жарких с резкими колебаниями атмосферных явлений, обнаруживается ясная складчатость верхнего слоя кутикулы, у них же наблюдается и накопление коллоидных веществ. Чем более глубокие изменения произойдут за день во внешнем слое кутикулы, чем он станет суше, тем скорее могут образоваться на нем трещинки.

Появление трещинок несомненно должно повести к увеличению испарения через кутикулу и иссушению тканей растения вообще. Видимо, этим и придется объяснять испарение растений через кутикулу вообще (Камп, Kamp); довольно сильную транспирацию пустынных растений в полуденные часы при закрытых устьицах (Васильев); гибельное действие для растений необычных для них явлений, как суховеев, захватов, запалов, мглы (Заленский и Дорошенко, Красносельская-Максимова и др.)

Клетки же устьиц по своему устройству и по отношению к влажности окружающего их воздуха существенно отличаются от клеток эпидермиса вообще. Клетки эпидермиса соединены между собою с боков и снизу с клетками подстилающей ткани, а сверху общим слоем кутикулы, тогда как клетки устьиц со стороны щелей имеют свободную поверхность. При сжатии у них верхнего слоя кутикулы и при набухании нижнего, вместо появления на поверхности трещинок или складок, будет изменяться величина устьичных отверстий. Как следствие этого обстоятельства, отличием замыкающих клеток от всех остальных клеток эпидермиса следует считать всегдашнее отсутствие у них (имею в виду свои наблюдения складчатости на верхнем слое кутикулы, так как окаймляющий весь устьичный аппарат слой являтся совершенно гладким—(см. рис. r, m, p). Причиной последнего явления, одновременно подтверждающего первый вывод, будет бо́льшая влажность окружающего устьица воздуха по сравнению с другими клетками эпидермиса, так как через их отверстия всегда происходит отдача водяных паров, парализующих иссушающие факторы. Если предположить, что верхний, окаймляющий устьица слой, благодаря омывающему его влажному воздуху, не будет сильно усыхать, то он должен быть и более эластичным (или иметь иное поверхностное натяжение) и, как видно, способен до известной степени растягиваться без повреждения, чем и будет отличаться от покровного слоя других эпидермальных клеток растений засушливых мест. Самое сильное сжатие верхнего слоя кутикулы устьиц, как и всего эпидермиса, конечно, будет происходить в жаркое время дня,[1] и меньше всего ночью и во время дождя (не будем забывать, что в нем, как во всякой живой ткани, непрерывно будут происходить процессы его возобновления, чем можно и объяснить присутствие больших количеств веществ маслянисто-смолистого характера у растений жарких и засушливых мест).

Видоизменение верхнего слоя кутикулы устьиц[2] под влиянием внешних условий климата, влекущее стягивание его — возникновение силы, необходимо считать первым из важных моментов, обусловливающих суточно-периодические изменения устьичных отверстий, или одну из причин действия устьичного аппарата растений.

Состояние напряжения нижнего слоя кутикулы зависит уже от воздействия внутренних факторов самого растения. Несомненно и в нем, как в каждой ткани живого организма, будут происходить химические процессы, но в данном случае более интересны, заметные процессы физического порядка, на которых и следует остановить внимание.

---

[1] Stålfelt, доказывая влияние света на действие устьичного аппарата, говорит, что этот процесс зависит от количества абсорбированного света.

[2] Видоизменение же кутикулы вообще будет усиливать эффект деформации замыкающих клеток, что необходимо рассматривать как косвенно-действующий фактор.

Если вспомнить строение устьичных клеток с их неравномерно-утолщенными стенками, отличающими их от других клеток эпидермиса, то станет ясно, что их размер, а следовательно и размер отверстий между ними, будет еще сильнее колебаться от степени оводнения нижнего коллоидного слоя. Это характерное утолщение коллоидного слоя устьиц у разных растений различно и зависит от окружающих растения климатических условий. Так, коллоидный слой устьиц растений пустыни очень велик (по сравнению с размерами самих клеток, которые там, наоборот, очень малы против клеток эпидермиса вообще), так как он должен преодолевать силу сжатия сильно усыхающего верхнего слоя кутикулы.

Расширение и сжатие—возникновение силы нижнего коллоидного слоя кутикулы устьиц под влиянием изменения степени его оводнения, зависящее от водного баланса растения, необходимо считать вторым важным моментом в деле работы устьичного аппарата.

Видоизменение же обоих слоев кутикулы всего эпидермиса, вследствие соединения его с клетками устьиц, будет усиливать эффект действия газообменного аппарата, но этот факт необходимо считать фактом второго порядка или косвенно-действующей причиной в деле изменения величины отверстий устьиц.

Итак, вывод из всего изложенного такой: устьицы растений представляют собой аппарат, приводимый в движение силами, возникающими в слоях его кутикулы в результате изменения их объемов. Возбудителями сил верхнего слоя являются атмосферно-метеорологические факторы, главным образом солнечные лучи, для нижнего—водный баланс растения. От указанных факторов зависит величина и направление сил. Иногда направление сил обоих слоев будет совпадать и друг друга усиливать (их равнодействующая будет равна сумме обоих). Иногда силы одного слоя будут противодействовать силам другого слоя (их величина действия будет равняться разности.

Рассматривая устьичный аппарат, как механический двигатель, проследим его работу на растениях, пользуясь для простоты логически построенными схемами главных моментов движения (см. схемы на прилагаемом рисунке, стр. 243).

В качестве же экспериментального материала воспользуемся пока исключительно растениями пустыни, на строении и поведении которых проще для начала проследить и объяснить движения устьиц.

Это удобно еще и потому, что дополнением к микроскопическим наблюдениям могут служить работы физиологического характера, произведенные над растениями того же порядка, какие исследованы автором; кроме того, наблюдения производились непосредственно на месте произрастания растений, в природных условиях или условиях, близких к ним, вследствие чего теоретически построенные схемы суточного состояния устьиц легко сопоставить с данными наблюдений.

Ежедневное повторение в течение сравнительно долгого времени метеорологических факторов, влекущее за собой повторение физиологических процессов у растений, а следовательно возможность установить точность методики и достоверность результатов наблюдення, также является благоприятным обстоятельством, на что указывают производившие опыты исследователи.

К числу указанных работ физиологического характера будут относиться следующие работы: работа И. М. Васильева „Водное хозяйство растений песчаной пустыни Юго-Восточные Каракумы“, работы по исследованию ассимиляции у растений Туркестана, произведенные С. П. Костычевым и Кардо-Сысоевой, а также очень обширный и интересный материал В. Заленского и А. Дорошенко „Физиологическое действие мглы на растения“.

Действие механизма устьичного аппарата в течение суток происходит следующим образом. Утром до восхода солнца, по данным Васильева, как правило, отверстия устьичного аппарата закрыты (редкие случаи обратного явления, представляющие исключения и требующие особых объяснений, пока не входят в поставленную задачу). Этот момент суток у растений необходимо считать моментом наибольшего их оводнения, так как впитывая в себя из почвы влагу в течение ночи, они не отдают ее через наземные органы: устьицы закрыты, на растениях роса, и транспирация через кутикулу не происходит.

На факт закрытого состояния устьиц при наибольшем в течение суток оводнении растений здесь обращается особое внимание; к нему еще придется вернуться ниже.

Закрытое состояние устьиц отмечается на рисунке настоящей работы схемой I, изображающей состояние равновесия их тканей (см. рис. стр. 243). С восходом солнца, под действием его лучей изменятся атмосферные условия: начнет повышаться температура и уменьшаться степень относительной влажности воздуха.[1] Указанные атмосферно-метеорологические факторы, производя действие на внешний слой кутикулы растений, будут вызывать в нем вышеуказанные изменения, сводящиеся к стягиванию его, а следовательно к возникновению в нем сил (хотя это явление простирается на весь покров листа, изменения в покрове листа, как указано выше, в деле изменения устьичных отверстий играют также известную роль, но для большей концентрации внимания в дальнейшем будем сосредоточиваться почти исключительно на устьичном аппарате).

Натяжение верхнего слоя произведет деформацию и нижнего слоя кутикулы, заставляя его изогнуться со свободной стороны — со стороны отверстия устьиц, и следовать за верхним слоем. К тому же нижний коллоидный слой их в рассматриваемый момент восхода солнца, т. е. до начала транспирации, все еще будет оводняться и увеличиваться в объеме. Направление возбуждающихся в нем в то время сил совпадает с направлением сил верхнего слоя и будет способствовать начавшейся деформации. Таким образом, обе силы, сила сжатия внешнего слоя и набухания внутреннего слоя в данный момент при восходе солнца будут действовать в одном направлении и заставят наружную щель устьиц раздвинуться (схема II), т. е. приоткрыться, что и установлено наблюдениями Васильева, а также и Заленского. Стольфельт свет так и называет фактором открывания.

С открыванием устьичных отверстий начавшаяся отдача влаги растениями будет все увеличиваться, так как разница относительной влажности наружного атмосферного воздуха и межклетников растений все время будет возрастать. Расход воды растением не может пополняться, и ткани его начнут обезвоживаться, что будет относиться и к нижнему слою кутикулы. При постепенном обезвоживании коллоидные стенки устьиц начнут уменьшаться в объеме. Действующая сила при сжатии переменит направление, становясь противоположной силе натяжения верхнего слоя кутикулы, в результате чего должно произойти уравновешивание сил. Устьичные отверстия при этом еще увеличатся, и устьицы откроются во всю величину (схема III). При наибольшем открытии устьиц будет происходить и наибольшая транспирация, как и ассимиляция. По данным Васильева, действительно, начавшаяся транспирация с восходом солнца, постепенно увеличиваясь, достигает максимума в предполуденные часы, как и ассимиляция по Костычеву. В результате усиленной транспирации коллоидные тела будут продолжать обеззоживаться, а следовательно сжиматься, т. е. сила сжатия нижнего слоя кутикулы окажется больше силы натяжения верхнего слоя и, преодолевая последнюю, заставит верхний слой кутикулы изогнуться в обратную сторону[1], отчего станет уменьшаться наружная щель до ее закрытия (схема IV). Этому важному моменту у растений будет способствовать и уменьшение объема листовой пластинки вообще, сводящееся к уменьшению всей площади листа, способствующей уменьшению и устьичных отверстий (фактор второго порядка).

---

[1] О ветре, как иссушающем факторе отдельно говориться не будет, так как он является фактором второго порядка и сила его в условиях пустыни не всегда совпадает с напряжением вышеуказанных, иссушающих растения факторов, являясь частным случаем.

Данное положение также подтверждается наблюдениями Васильева, который указывает, что после максимального открытия устьиц и максимальной транспирации, наблюдаемой около 11 час. утра, устьицы начинают закрываться, оставаясь закрытыми примерно до 2 час. дня (14 час.).

В дополнение к сказанному можно привести мнение Стольфельта, к которому он приходит на основании своих наблюдений: „Если водяной запас у растения уменьшается в достаточной степени, то устьица благодаря гидроактивной реакции совершенно замыкаются. Это обычное явление, когда устьица закрываются днем, несмотря на хорошее освещение. Такое замыкание во время засушливого периода всегда наступает в ранней части дня“.

Хотя в данном случае не имеется возможности привести цифровых величин о сокращении листовой пластинки пустынных растений[2], но могу указать, что оно там очень значительно, так как стенки их тканей очень утолщена и в своем составе имеют большое количество пектиновых веществ, т. е. веществ, быстрее целлюлозы подлежащих набуханию, тем более это нужно сказать про растения, богатые отложениями коллоидных тел. Складчатость верхнего слоя у таких растений особенно резка (рис. в первой части работы и здесь—m, p, r).

Лишь только закроются устьица и уменьшатся вследствие сжатия листа трещинки на кутикуле, сократится отдача воды, и коллоидный слой кутикулы вместе с другими коллоидными тканями начнет снова понемногу оводняться и набухать. Сила же, возникшая при сжатии нижнего слоя, начнет ослабевать до уравновешивания с силой верхнего слоя, вследствие чего устьицы окажутся открытыми по схеме II, и снова начнется отдача влаги тканями. Если помнить о том, что верхний слой кутикулы, как и вся пластинка листа, сжат во вторую половину дня сильнее, чем с утра, а нижний коллоидный слой в небольшой период закрытия устьиц не смог достигнуть такой степени оводнения как ночью, то само-собой станет понятно, что величина устьичных отверстий, как и размер клеток, вследствие обезвоживания стенок в описываемый момент, будут уменьшены.

---

[1] Вполне становится понятно утолщение нижнего слоя кутикулы, особенно у растений пустынь, где сила сжатия верхнего слоя, соответственно действующих на него факторов, конечно, значительно будет превышать таковую у растений средне-умеренного климата.

[2] См. раб Красносельской-Максимовой и Александрова (1), у последнего цифровые данные совпадают с количеством коллоидных веществ у растений, по его же исследованиям.

В действительности эта картина наблюдалась на устьицах Васильевым во вторую половину дня.

Снова начавшееся обезвоживание коллоидного слоя устьиц вслед за начавшейся транспирацией вызовет закрывание наружных щелей их до схемы IV, после чего снова наступит возможность оводнения и т. д. Таким образом эти два положения устьичного аппарата могут сменять одно другое несколько раз, становясь индивидуальными для каждого растения. Эти процессы второй половины дня будут индивидуальны не только у каждого растения в зависимости от водоснабжения и внутренних приспособлений его, но и от местоположения листа на растении, от освещения его пластинки и т. п. обстоятельств.

Вследствие указанных причин, потеря влаги и другие физиологические процессы у растений будут менее интенсивны и спутаны, что совершенно подтверждается экспериментальными данными Васильева и Костычева. По указаниям Заленского и Дорошенко также ясно, что общей картины состояния устьиц во вторую половину дня не наблюдается.

Если вспомнить слова Стольфельта, то они окажутся почти повторением того, что было сказано здесь о механизме действия устьиц на основании изменения физико-химических свойств различных слоев кутикулы, т. е. строительного материала устьиц: „В этой области водного запаса, т. е. начиная с той точки, где появляется гидроактивная реакция замыкания, и до той точки, где оно достигает той же силы, как господствующая фотоактивная реакция раскрывания, происходит автоматическое сбалансирование между этими двумя реакциями. За каждой гидроактивной реакцией щелей следует увеличение водного запаса, и благодаря этому ослабляется гидроактивное действие, и фотоактивная реакция открывания снова завладевает своей утерянной областью. Щели снова расширяются, но при этом идут несколько дальше цели, и таким образом создают условия для повторения всего процесса. Щели благодаря этому приводятся в состояние колебаний и обычно не имеют возможности длительно стабилизироваться на определенном равновесии...“ „Это тот механизм, который дает возможность устьицам автоматически регулировать транспирацию и водный баланс“.

В такой период движения устьичного аппарата, особенно при резко выраженных условиях климата (как, например, в пустыне от 11—16 час.), могут выступать резче и внутренние факторы каждого растения, т. е. факторы второго порядка, к числу которых и нужно будет отнести увеличение в устьичных клетках соединений сахаров, масел и других подобных им веществ, могущих регулировать процент оводнения жизнедеятельной протоплазмы.

Описываемый момент открывания и закрывания устьичных отверстий касался второй половины дня и будет продолжаться до тех пор, пока начнут изменяться показатели состояния метеорологических факторов. Начнет ослабляться действие инсоляции, понижаться температура и повышаться относительная влажность воздуха, будет изменяться постепенно и физическое состояние слоев кутикулы, особенно внешнего, которое исключительно зависит от напряжения указанных факторов. Сила же внутреннего слоя, как сильно обезвоженного, еще будет велика и, преодолевая силу внешнего слоя, заставит отверстия устьиц плотно захлопнуться соответственно схеме IV. Действительно, так и есть на самом деле.

Наблюдения Васильева доказывают, что начавшие закрываться к вечеру устьица с заходом солнца плотно захлопываются и всю ночь до появления солнца над горизонтом остаются закрытыми.

Начавшая повышаться к вечеру относительная влажность воздуха, постепенно увеличиваясь ночью, по крайней мере на поверхности растений, достигает полного насыщения, так как все растения пустыни к утру бывают покрыты обильной росой.[1] Так как транспирация почти (если не совершенно) зависит от относительной степени влажности воздуха, то ночью по вышеуказанным причинам она будет совершенно отсутствовать. Раз прекратится обезвоживание растений, то, наоборот, все ткани их начнут оводняться, достигая к утру возможного для каждого из них суточно максимального оводнения. Уже сжатие слоев кутикулы не будет ни снаружи ни изнутри. Нижний набухающий слой кутикулы будет конечно увеличиваться в объеме, но от этого устьичные щели не раздвигаются, и устьицы остаются закрытыми до восхода солнца. Во время дождя устьица пустынных растений также остаются закрытыми. Действительно, чем сильнее нижний слой кутикулы будет расширяться, тем пространство между замыкающими клетками будет уменьшаться, лишь закупоривая их плотнее.

Закрытое состояние устьичного аппарата при отсутствии сжатия слоев его кутикулы, т. е. состояние равновесия (схема I) будет оставаться до появления солнца над горизонтом и изменения под действием его лучей атмосферных факторов, которые, действуя в свою очередь на внешний слой кутикулы, начнут производить его стягивание и, нарушая состояние равновесия, приведут аппарат снова в движение, повторяя уже описанные моменты, при условии повторения погоды предыдущего дня. Таким образом, суточный цикл действия устьиц можно считать замкнутым.

Экспериментальные данные физиологических процессов и наблюдений цитируемых (Васильев, Заленский, Костычев) исследователей в течение суток точно согласуются с построенными схемами. Следовательно, устьица необходимо рассматривать как механический двигатель, управляемый физическими законами, свойственными тем веществам, из которых он построен. Закрывание и открывание его щелей регулируется главным образом двумя противоположно направленными силами, возникающими при процессах сжатия двух различных слоев кутикулы, окаймляющих устьичный аппарат: 1) внутримолекулярные плюс междумолекулярные силы, возникающие в результате сжатия или натяжения верхнего слоя кутикулы под влиянием солнечных лучей и других иссушающих его атмосферных факторов, заставляют устьичные отверстия открываться. 2) Внутримолекулярные и главным образом междумолекулярные силы нижнего слоя кутикулы, возникающие также при процессе сжатия или обезвоживания его под влиянием транспирации или внутренней регулировки водного баланса, имеющие противоположное направление с первыми (см. рис. схемы), в результате своего действия в конечном итоге заставляют устьичные отверстия закрываться. Процесс же оводнения растений, как и набухания коллоидов устьичного аппарата, при отсутствии солнечных лучей не может заставить открыться устьичные отверстия, и в моменты наибольшего оводнения их устьицы растений находятся в закрытом состоянии (см. Васильев, Заленский).

---

[1] Если на верхнем слое действительно образуются трещины, то, может быть, нижний слой кутикулы в состоянии впитывать воду, которая может просачиваться через эти трещины, пополняя свой дневной дефицит.

Вывод из изложенного тот, что приходится отказаться от тех „твердо установленных“ правил, что открывание устьичных отверстий зависит от оводнения клеток, что на самом деле в естественных условиях не оправдывается. Произошли же такие недоразумения по той простой причине, что выводы делались большею частью на основании лабораторных наблюдений, производимых главным образом на отделенных от организма кусочках ткани, или же листья помещали в условия, не аналогичные природным.

Произведенные под данным углом зрения микроскопические наблюдения с применением подогревания препаратов, как и обезвоживающих веществ (сахар, хлористый цинк, глицерин и др.) дали возможность проследить процессы открывания и закрывания устьиц под влиянием изменения слоев кутикулы, а следовательно доказать и на искусственных опытах правильность высказанных соображений. Так, если брать кусочки эпидермиса, содранные с листа, при открытых устьицах, то видно, что эпидермальные клетки при этом, будучи отделены от своего организма с внутренней стороны, где ранее они были соединены с клетками подстилающей ткани, становясь свободными, сразу занимают бóльший объем, заставляя несколько изогнуться поверхности, а, именно, внутренняя приобретает выпуклость, внешняя же — кутикула становится вогнутой, сближая при этом стенки устьичных отверстий, т. е. закрывая их (см. на рис. a, b и c).

При лежании же препарата в воде нижний слой кутикулы, набухая, увеличивает свои размеры, выпрямляя поверхности. Устьичный аппарат приходит в равновесие по схеме I. При подогревании же препарата коллоидные стенки клеток и нижний слой кутикулы начинают чрезмерно набухать, а верхний слой в то же время сжимается или оказывается сжатым по отношению к сильно набухшему нижнему слою, в результате чего наружные отверстия устьиц раздвигаются[1] (см. на рис. a_1, b_1, e_1).

Применение же в опыте водоотнимающих веществ показало, что они вызывают обратное явление, коллоидные вещества клеточных стенок и нижнего слоя кутикулы начинают все больше и больше обезвоживаться, сокращаясь в объеме. Сила же сжатия их натягивает и верхний слой кутикулы. В результате этих процессов устьичные отверстия сначала уменьшаются до закрытия их (см. рис. c_1, d), в дальнейшем до искажения формы. Большинство наблюдений прослежено на поперечных срезах листа с перерезанными клетками устьиц, где ни о каком внутриклеточном тургоре их не может быть речи, и все движения устьичного аппарата необходимо отнести за счет изменения состояния слоев кутикулы. Аналогичные результаты под действием водоотнимающих веществ наблюдались А. А. Рихтером (11).

В дополнение к сказанному можно вспомнить многочисленные опыты Заленского (5), при которых при выдерживании листьев в закрытых банках при 39—40° С термостата наблюдалось с течением времени все большее и большее увеличение устьичных отверстий. Объяснялось это явлением увеличения в устьичных клетках воды, в результате повышения осмотического давления в них, под влиянием появляющегося вместо крахмала сахара. Привлеченная же таким образом в устьичные клетки вода якобы и вызывала открывание щелей их. К сожалению, размер клеток автором не был измерен ни до, ни после опыта, а лишь указано на чрезвычайно большие, даже ненормальной формы отверстия (перпендикулярно нормальному направлению), т. е. отмечено, что наблюдавшаяся картина была неестественна. Рассматривая же описанное явление с точки зрения физико-химических законов коллоидной химии, увидим, что повышенная температура как 39—40° С повысит и набухающую способность коллоидных стенок, отчего их объем, а следовательно и размер самих клеток должен сильно увеличиться по отношению к верхнему слою, который

---

[1] См. аналогичные соображения и Стольфельта по поводу наблюдения за устьичным аппаратом на кусочках ткани.

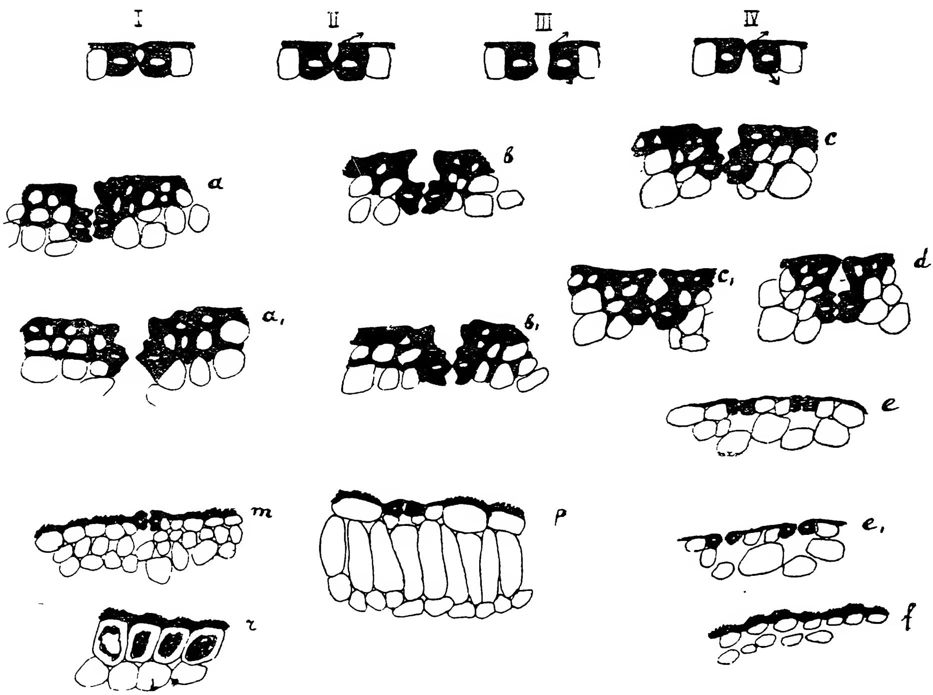


Таблица рисунков.

к тому же вполне может при указанных условиях сжаться, искажая естественную форму клеток. Фактор второго порядка, как общее состояние всего эпидермиса листа, очень сильно будет увеличивать эффект.

Что же касается перехода крахмала в сахар при этих опытах (вполне естественное повышение ферментативного процесса при 40° С), то этот факт как-раз и можно рассматривать здесь как защитное средство клетки, спасающее ее от обезвоживания, так как все больше и больше набухающие стенки могли оттянуть от них воду до нарушения жизнедеятельного состояния белкового вещества.[1]

Со временем при более подробном изучении всех случаев действия устьичного аппарата в связи с законами коллоидной химии выяснится не только истинное значение сахара, но и масел и других органических или неорганических соединений, появляющихся время от времени в замыкающих клетках устьиц. Возможно окажется, что такое явление связано не только со степенью набухания окружающих их коллоидов, но имеет криоскопическое или эбулиоскопическое значение в связи с внезапным изменением окружающих само растение внешних условий.

---

[1] В естественных условиях при повышении температуры воздуха необходимо уменьшается относительная влажность его, усиливающая транспирацию, а следовательно и иссушение растительных тканей, в том числе и коллоидных слоев до их уменьшения и, как всем понятно, внешние условия для листа, не оторванного к тому же от организма, будут совершенно иные, чем в закрытой банке.

Хотя еще величина действующих сил окаймляющих слоев устьичного аппарата не измерена, но a priori можно сказать, что едва ли сила осмотического давления изнутри клетки сможет преодолеть силу сжатия или растяжения (набухание) толстого окаймляющего их слоя кутикулы, особенно у растений пустынь при имеющихся там соотношениях слоев к величине самой клетки. Хотя мы знаем, что силы осмотического давления клеток измеряются десятками и даже сотнями атмосфер, но не будем забывать и того, что силой набухающих коллоидов дерева пользуются для разрушения горных пород.[1]

Не вдаваясь в многочисленные примеры, зафиксированные в литературе (которые не исчерпать!), можно в заключение сказать, что если построенную схему устьичного аппарата поставить в связь со всей непрерывной системой коллоидных (пектиновых) веществ в организме растений, обладающих способностью набухать и обезвоживаться, т. е. притягивать и отдавать от себя воду, иными словами перераспределять ее внутри организма, и руководствоваться хотя бы теми немногими, пока лишь общими законами коллоидной химии, то становятся достаточно понятными те или иные состояния устьиц в зависимости от окружающих их факторов (например, состояние устьиц при завядании растений политых, неполитых, усыхающих листьев и т. п.).

Принимая же во внимание все изложенное, становится необходимым при ведении физиологических исследований над транспирацией или ассимиляцией растений (во избежание недоразумений при несовпадении результатов), указывать, в какое время дня и при какой погоде производились исследования, так как неодинаковое состояние устьичных отверстий в течение дня дает неодинаковые цифровые величины при этих процессах, что ясно видно из опытов Васильева и Костычева с Кардо-Сысоевой, и стоит в полном согласии с построенной схемой суточно-периодических изменений устьичного аппарата.

При дальнейшем же изучении свойств сложных растительных коллоидов в связи с появляющимися в устьичных клетках органическими или неорганическими соединениями станут понятными и разнообразные частности и тонкости всех движений этого важнейшего аппарата растений.

Выводы

1. Произведенные микрохимическими методами исследования дали возможность установить, что кутикула растений состоит из двух веществ, совершенно различных по своей химической природе, а следовательно и по физическим свойствам их.

2. Верхний слой кутикулы, близкий по составу к воскам, смолам, маслам — эфирным и жирным, находится под воздействием атмосферно-метеорологических факторов и может видоизменяться по мере их напряжения. Нижний слой кутикулы является типичным набухающим в воде коллоидом с большой примесью чистого пектина и находится

---

[1] См. Никитин. Технология дерева.

под воздействием водного баланса самого растения и других внутренних факторов, от которых он может видоизменяться (набухать, обезвоживаться и т. д.).

3. В результате видоизменений двух слоев кутикулы возбуждаются внутримолекулярные как и междумолекулярные силы, величина и направление которых (см. текст работы и рисунки) всецело зависит от воздействующих на них факторов.

4. Под влиянием этих сил и происходит деформация слоев, в результате которых устьица, как имеющие со стороны щелей свободную поверхность, будут то увеличивать отверстия, то уменьшать их. Иногда направление сил обоих слоев совпадает, усиливая эффект, иногда противодействует одна другой. Сила же нижнего более толстого слоя кутикулы, возникающая в результате его видоизменения, оказывает и более заметное влияние, которое распространяется не только на состояние устьиц, но и на состояние всего внешнего слоя кутикулы, то натягивая его, то собирая в складки.

5. Таким образом, устьица растений необходимо рассматривать, как механический аппарат, непрерывно действующий под влиянием сил, возбуждающихся в результате видоизменений слоев кутикулы. Сокращения его связаны с особенностями тех веществ, которые служат для него строительным материалом. Состояние этого материала — слоев кутикулы — и играет главную роль при сокращении устьиц.

6. Периодическое или внезапное появление в устьичных клетках тех или иных органических или неорганических веществ, необходимо рассматривать в деле сокращения устьиц, как косвенно действующие факторы, играющие в этом деле лишь второстепенную роль. Чтобы правильно судить о величине и важности их значения, необходимо воздействие их рассматривать под углом зрения физико-химических законов коллоидной химии, где кроме законов осмотического давления необходимо принимать во внимание и закон Доннана, чего пока не делалось.

7. На основании непосредственных наблюдений за состоянием устьиц в природных условиях (Васильев, Заленский и др.) установлено, что при обводнении (ночью и во время дождя) растительных тканей, в том числе и клеток устьиц, устанавливается, как правило не открывание устьичных отверстий, а лишь состояние равновесия (неустойчивое); схема I.

8. Обычная точка зрения на открывание устьичных отверстий, согласно которой оно происходит исключительно под влиянием обводнения устьичных клеток по законам осмотического давления, не является истиной.

При анализе процессов сокращения устьичных отверстий необходимо разграничивать сокращения их под воздействием тех или иных факторов в естественно природных условиях от таковых же, наблюдаемых в условиях искусственно-лабораторных на изолированных кусочках ткани.

9. Наблюдения под микроскопом на изолированных кусочках ткани вполне доказали, что главную роль в изменении величины отверстий играют именно слои кутикулы (увеличение и уменьшение их толщины), различно реагирующие на окружающие их внешние, различные для каждого условия, а также и взаимодействие их друг на друга. Эти доказательства хорошо иллюстрируются на поперечных срезах листа при перерезывании устьичных клеток, а следовательно при устранении в них действия силы внутриклеточного осмотического давления (см. табл. рис.).

Литература

1. Александров В. Г, О сокращении площади листьев травянистых растений. Журн. Русск. Бот. Общ. т. 10 № 1. 1925. —2. Базаров А. И. и Монтеверде Н. А. О душистых растениях. I и II часть, СПБ. —3. Бородин И. П. Курс анатомии растений. 1900. —4. Васильев И. М. Водное хозяйство растений песчаной пустыни Юго-Восточные Каракумы. Труды по Прикл. Бот., Ген. и Сел. т. XXV, вып. 3. 1930.— 5. Заленский В. Р. О физиологическом действии мглы на растения (сообщение первое). Изв. Саратовской обл. с.-х. оп. ст., т. 3, вып. 1—2. 1921. —6. Заленский В. и Дорошенко А. Физиологическое действие мглы на растения (второе сообщение). Краткий обзор оп. иссл. деят. Саратовской обл с-х. оп. ст. 1923. — 7. Камр H. Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. Jahrb. für Wiss. Bot. Bnd. 72, S. 403. 1930. — 8. Kostytschew S, und Kardo-Syssoiewa H. Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien. Planta (Arch. für Wiss. Bot.) Bnd. 11, H. 1, S. 117. 1930. — 9. Красносельская-Максимова Т. А. Наблюдения над эластичностью клеточной оболочки. Ленинград Изв. Гл. Бот. Сада. т. XXIV, ст. 130. 1925 — 10. Радкевич О. Н. и Васильевская Б. К. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. — 11. Рихтер А. А. К вопросу о механизме устьичного аппарата, Журн. Русск Бот. Об. 1917 г., т. 2. — 12. Stålfelt M. G. Neuere Methoden zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der Stomata. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abb. XI. Teil 4, Heft 1. 1928.— 13. Stålfelt M. G. Die Abbängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. Planta. Arch. für Wiss. Bot. Band. 8. S. 287. 1929. — 14. Stocker O. Ueber die Assimilationsbedingungen im tropischen Regenwald. Berichte Bot. Gesell. Bd. XLIX. H. 5, S. 267. 1931.—15. Щепкина Т. В. Дополнительные сведения об анатомическо-микрохимических исследованиях кенафа (*Hibiscus cannabinus*). Арх. Биол. Наук, т. XXX. вып. 111. 1930. — 16. Щепкина Т. В. Исследование пектиновых веществ как коллоидов у растений. Значение коллоидных веществ при засухе и других физиологических процессах. Бот. Журн. СССР, т. 18. №3. 1933.

T. W. SCHTSCHEPKINA

Ueber das Prinzip der Einrichtung des Mechanismus des pflanzlichen Spaltöffnungsapparats, durch welches dessen periodische Kontraktion bedingt ist

Zusammenfassung

Die vorliegende Mitteilung bildet den zweiten Teil der bereits veröffentlichten Arbeit[1] der Verfasserin über die Untersuchung der Pektinstoffe in der Pflanze.

Das eingehende Studium der Lokalisation der Pektinstoffe in der Pflanze, sowie der ihnen nahestehenden Gele, ermöglichte es dank der Anwendung mikrochemischer Untersuchungsmethoden festzustellen, dass die die Oberfläche der Pflanze bedeckende Kutikel aus ihrer chemischen Beschaffenheit als auch ihrer physischen Eigenschaften nach ganz verschiedenen Stoffen besteht. (S. die vorhergehenden Arbeiten der Verfasserin, (15, 16). Ihre äussere, dünnere Schicht besteht aus Stoffen, die zur Kategorie der Wachse, Harze, Gele und ihnen nahestehenden Phytosterine gehören. Die untere, meist dickere Schicht der Kutikel ist ein typisches im Wasser aufquellendes Kolloid mit starker Beimischung von reinem Pektin.

In ihrer Beziehung zum Wasser, der Hauptkomponente aller pflanzlichen Gewebe, verhalten sich diese beiden Stoffe gänzlich verschieden. Die die äussere Schicht bildenden Stoffe in ihrer Gesammtheit lösen sich unter den gewöhnlichen Verhältnissen, wie bekannt, im Wasser nicht auf und sind für dasselbe undurchdringlich. Dagegen besitzt der kolloidale Stoff der unteren Schicht die Fähigkeit Wasser in Mengen, die sein eige-

---

[1] Journal Botanique de l'URSS, 18 № 3, 1933.

nes Volumen bedeutend übertrifft, aufzunehmen und aufzuquellen. Unter veränderten Verhältnissen vermag derselbe Wasser abzugeben und an Volumen abzunehmen. Dank den genannten Eigenschaften, reagieren beide Schichten der Kutikel auch auf andere äussere Verhältnisse in verschiedener Art und Weise. Bereits an der Luft unter der Einwirkung der Sonnestrahlen, hoher Temperatur und Feuchtigkeitsabnahme können die Stoffe der äusseren Schicht eine Veränderung erfahren, indem sie oxydieren, sich zum Teil verflüchtigen und eintrocknen, besonders wenn die genannten Faktoren intensiv auftreten. Wenn wir unser Augenmerk auf die Pflanzen heisser Gegenden und Wüsten richten, so können wir ein Resultat der Einwirkung der atmosphärischen Faktoren auf die äussere Schicht der Kutikel feststellen, das in der faltigen Architektonik derselben zum Ausdruck kommt. Diese Zeichnungen sind um so schärfer ausgeprägt, je grösser die in den Pflanzen angesammelte Menge der Kolloidalstoffe, da dieselben infolge der Veränderung ihres Volumens während der Dauer des 24-stunden-Tags die Deformation der oberen Schicht erhöhen. Möglicherweise entstehen bei starker Wasseraufnahme seitens der Pflanze, also bei Aufquellen der unteren Schicht, kleine Risse auf der oberen Schicht, wodurch sich die Transpiration der Pflanze durch die Kutikel erklären lässt. Eine solche Erscheinung wird mit besonderer Schärfe beim Auftreten solcher ungewöhnlicher meteorologischer Faktoren zum Ausdruck gelangen, wie Hitze, bei dunsterfüllter Luft, heissem trockenen starkem Winde u. drgl., welche den Tod der Pflanze verursachen.

Bei Betrachtung der Einrichtung der Spaltöffnungen und einem Vergleich derselben mit den übrigen Zellen der Epidermis sehen wir, dass sie mit der gleichen zweischichtigen Kutikel wie die ganze Oberfläche des Blattes bedeckt sind, sich jedoch von den übrigen Zellen der Epidermis dadurch unterscheiden, dass sie an der der Spaltöffnung zugewendeten Seite eine freie Oberfläche haben, die das Vermögen besitzt, unter der Einwirkung von Anspannung sich ein- und auszuwölben und dass sie eine dickere Schicht kolloidalen Kutikel stoffes besitzen. Dank diesem letzteren Umstande steigert sich die durch die Aufquellung dieser Schicht bei Wasseraufnahme sowie Wasserabgabe hervorgebrachte Wirkung.

Unter dem Einfluss der erwähnten Veränderung in der beiden Schichten der Kutikel werden in denselben intramolekulare und mitmolekulare Kräfte ausgelöst, deren Gewalt-und Betätigungsrichtung von den auf sie einwirkenden äusseren und inneren Faktoren abhängt.

Diese Kräfte bewirken eine Deformierung der Schichten, in deren Gefolge die Spaltöffnungen, indem sie eine freie Oberfläche besitzen, die Oeffnung bald erweitern (Zusammenziehung der oberen Schicht), bald verengen (Zusammenziehung der unteren Schicht), d. h. sich öffnen und sich schliessen. Diese Kräfte wirken bald in demselben, bald im entgegengesetzen Sinne. Somit müssen die Spaltöffnungen als ein mechanischer Apparat angesehen werden, welcher durch die Einwirkung der in demselben durch Veränderungen in seinen Schichten angeregten Kräfte in Tätigkeit gesetzt und durch die physischen Gesetze der Mechanik, die dem ihnen als Baumaterial dienenden Stoffen eigend sind, reguliert wird. Der Zustand dieses Materials — der Kutikularschichten — ist dasjenige, was bei der Kontraktion der Spaltöffnungen die Hauptrolle spielt.

Die periodisch oder plötzlich auftretenden verschiedenen organischen oder anorganischen Stoffe in den Spaltöffnungszellen dagegen sind im Vorgange der Kontraktion der Spaltöffnungen als indirekt wirkende Faktore anzusehen, deren Rolle eine nur untergeordnete ist. Um ihre Grösse und Bedeutung richtig zu erfassen, müssen bei ihrer Beurteilung die physiko-chemischen Gesetze der Kolloidalchemie berücksichtigt werden, was bis jetzt nicht geschehen ist.

Die unmittelbare Beobachtung der Zustände der Spaltöffnungen unter natürlichen Verhältnissen (Wassiljev, Salenski u. a.) hat zu der Feststellung geführt, dass Wasseraufnahme seitens der pflanzlichen Gewebe mit Einschluss der Spaltöffnungszellen und deren Kutikel kein Oeffnen der Stomata hervorruft, wie dieses bis jetzt behauptet wurde, sondern blos den Spaltdrüsenapparat schliesst und in einen Zustand (labilen) Gleichgewichts versetzt. Schema I (S. 243).

Die allgemein herrschende sich auf die Gesetze des osmotischen Druckes basierende Ansicht, dass das Oeffnen der Stomata ausschliesslich durch Wasseraufnahme seitens der Spaltöffnungszellen hervorgerufen wird, erweist sich nur teilweise als richtig, da hierbei der Zustand ihrer Kutikularschichten und die Gesetze der Kolloidalchemie in Betracht gezogen werden müssen. Man hat ferner zu unterscheiden zwischen dem Zustand der Spaltöffnungen unter Einwirkung der einen oder anderen Faktoren unter natürlichen Verhältnissen und ihrem Zustand unter den künstlichen Verhältnissen im Laboratorium an isolierten Stückchen, die an der inneren, vorher mit anderen Zellen in Verbindung gewesenen Seite eine freie Oberfläche gewinnen. Ebenso müssen bei Versuchen mit Spaltöffnungen im Laboratorium die das Gewebe umgebende Temperatur und der Feuchtigkeitsgrad in Betracht gezogen werden, da diese Faktoren für den Zustand kolloidaler Körper nicht belanglos sind.

Wenn man die Spaltöffnungen als physiko-mechanischen Apparat auffasst und denselben mit dem gesamten ununterbrochenen Netz der Pektinstoffe in der Pflanze in Verbindung stellt, so werden viele von diesen wichtigen und feinen Gebilden in Abhängigkeit stehende bisher unerklärlich gebliebene physiologische Momente und Vorgänge in der Pflanze verständlich (Transpiration, Assimilation, das Schliessen der Spaltöffnungen beim Welken entwässerten Pflanzen, deren Zustand auf abgelösten, vertrockneten im Thermostat befindlichen Blättern, wie bei Salenski u. s. w.).

Aus allem gesagten ergiebt sich die Notwendigkeit genau die Tageszeit anzugeben, wenn die einen oder anderen physiologischen Beobachtungen an der von dem Zustande der Stomata abhängenden Transpirations- und Assimilationsvorgangen gemacht worden sind, da die Weite ihrer Oeffnung im Laufe des Tages eine verschiedene ist.

Объяснение к таблице рисунков

I, II, III, IV — схемы, изображающие состояние устьиц растений в различное время суток, в зависимости от степени их оводнения.

I, II, III, IV—Schema, den Zustand der Spaltöffnungen zu verschiedenen Tageszeiten in Abhängigkeit von dem Grade ihres Wassergehalts darstellend.

a, b — устьица листа фикуса на поперечном срезе в воде, зарисованные сразу после изготовления препарата. (Все рисунки изготовлены при помощи призмы Аббе при большом, равном для всех увеличении — объектив 7).

a, b — Spaltöffnungen eines *Ficus*-Blattes im Querschnitt unmittelbar nach der Anfertigung der Präparats gezeichnet. (Alle Zeichungen sind mit Hilfe von Abbes Prisma bei bedeutender, überall gleicher Vergrösserung — Obj. 7 angefertigt).

a_1 b_1 — то же в воде, но после их подогревания, где видно, что отверстия устьиц увеличились вследствие набухания коллоидов кутикулы и стенок клеточек.

a_1 b_1 — Dieselben im Wasser, aber nach einer Erwärmung, wobei zu sehen ist, dass alle Oeffnungen der Stomata infolge des Aufquellens der Kolloide der Kutikel und Zellwände sich erweitert haben.

c — устьица листа фикуса в воде сразу после среза.

c — Spaltöffnungen eines *Ficus*-Blattes im Wasser, unmittelbar nach dem Abschneiden.

c_1 d — то же при замене воды хлористым цинком.

c, d — dieselben bei Ersatz des Wassers durch Chlorzink.

e_1, n — устьица листа *Plantago major* в воде сразу после изготовления препарата.

e, n — Spaltöffnungen eines *Plantago major*- Blattes im Wasser, unmittelbar nach Anfertigung des Präparats.

e_1, n_1 — то же в воде после подогревания препарата.

e, n_1 — dieselben im Wasser nach Erwärmung des Präparats.

f — то же эпидермис *Plantago major*, но после более сильного подогревания его в воде, где видно, что более сильное набухание нижнего слоя кутикулы производит разрыв верхнего слоя, напоминая картину складок его у растений пустынь или богатых коллоидными скоплениями.

f. — Epiderm von *P. major*, nach stärkerer Erwärmung desselben im Wasser, es lässt sich wahrnehmen, dass ein stärkeres Aufquellen der unteren Kutikelschicht ein Zerreissen der oberen Schicht hervorruft, was an das Bild seiner Faltung bei Wüstenpflanzen oder solchen mit reichlichen Kolloidansammlungen erinnert.

m, p — Эпидермис *Hibiscus cannabina* (кенафа), где видно, что складчатое строение верхнего слоя кутикулы не распространяется на устьичные клетки.

m, p — Epiderm von *Hibiscus cannabina*, wo zu sehen, dass der faltige Bau der oberen Kutikelschicht sich nicht auf die Spaltöffnungszellen erstreckt.

r — эпидермис *Stellera*. Складчатость верхнего слоя кутикулы и усохшего коллоидного вещества клеток.

r — Epiderm von *Stellera*, Falten der oberen Kutikelschicht und des eingetrockneten Kolloidalstoffes der Zellen.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 3
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 3

В. В. РЕВЕРДАТТО и Т. Н. БУТОРИНА

Бугристые степные ассоциации в средне-сибирских степях

С 1 картой

(Получено 5/IV 1933)

Впервые беглое упоминание о „бугристой степи“ мы находим у ботаника И. В. Кузнецова[1], обследовавшего в 1911 г. растительность и почвы б. Канского уезда Енисейской губернии.

Во время своих поездок по Сибири 1930 г. В. В. Ревердатто удалось наблюдать эти степи, подъезжая к Канску с запада, километров 10 не доезжая до города; степи эти тянутся на север от линии железной дороги почти до самого города. Этот своеобразный ландшафт „бугристой степи“ здесь так ярко выражен, что не мог не броситься в глаза наблюдателю. При рекогносцировочных исследованиях Канской степи совместно с В. П. Голубинцевой, В. В. Ревердатто удалось лишь поверхностью ознакомиться с этими интересными образованиями, отложив подробное ознакомление до следующего года.

В 1931 г. была предпринята специальная поездка в окрестности Канска В. В. Ревердатто совместно с Т. Н. Буториной, и эти ассоциации изучены уже значительно подробнее. Этим же летом Т. Н. Буториной, во время ее работы по обследованию растительности Тайнинского мясосовхоза, удалось изучить целый ряд ассоциаций „бугристой степи“ в различных условиях рельефа и различных растительных зонах.

Все эти наблюдения, а также данные, полученные геоботаником Левчук Л., работавшей в лесостепной части на севере Канской степи, послужили материалом для настоящей статьи.

Бугристая степь в наиболее типичной своей форме представлена в степной части Канской степи, где располагается на равнине, на второй террасе р. Кана. Здесь она представляет собой чередование довольно правильно друг относительно друга расположенных пологих округлых бугров, диаметром 5—12 *м* и западин блюдцеобразной формы, расположенных между этими буграми. Разница в высотах между вершиной бугра и дном западины в различных типах бугристой степи колеблется от 40 *см* до 1—1,5 *м*.

Резко бросается в глаза не только сам своеобразный рельеф этой степи, но и крайне своеобразная комплектность растительности: серовато-бурые или, во время цветения злаков, лиловатые (от *Koeleria*) верхушки и склоны бугров, покрытых степными ассоциациями, и яркая зелень густых травяных луговых ассоциаций западин.

---

[1] И. В. Кузнецов. Растительность Канского уезда. Предварительный отчет о ботанич. исследованиях Сибири и Туркестана. 1911, СПБ. 1912.

Верхушки и верхняя часть склонов бугров всегда покрыты степной растительностью в различных вариантах, в западинах же бывает и луговая растительность с различным процентом степных форм и даже иногда заросли березняка.

Соответственно рельефу, в „бугристой степи" располагаются и разности почв: на верхушках и в верхних частях склонов бугров мы имеем почвы от высоко-вскипающих средних черноземов до солонцеватых почв с довольно мощным горизонтом А (свыше 15 *см*). В западинах же мы наблюдаем разности выщелоченных черноземов, иногда в комплексе с подзолистыми почвами. Варианты растительности и разности почв различных элементов бугристой степи находятся в зависимости как от растительной зоны, в которой находится бугристая степь, так и в зависимости от ее расположения по отношению к рельефу, в частности по отношению места ее расположения относительно водораздела и склонов речных долин.

В лесостепной зоне самый северный пункт, где были обнаружены бугристые образования, наблюдался Л. П. Левчук, которая так описывает их:

„Бугристый, злаково-разнотравный луг по березовому лесу располагается в лесостепной зоне, в той ее части, где лесные насаждения занимают значительные пространства и приближают ее к подтаежной зоне. Так, например, бугристому комплексу предшествует, при движении с севера на юг, сосновый бор на песке в комплексе со смешанным лесом: сосна + береза + лиственница и частично осина.

Этот комплекс лесных насаждений тянется довольно широкой полосой на расстоянии 4-5 *км*, постепенно уступая место открытым, более остепненным растительным группировкам, свойственным лесостепи. В травяном покрове описываемых смешанных лесов неизменными компонентами являются глубоко-лесные формы, как *Cacalia hastata*, *Aconitum septentrionale* и *Majanthemum bifolium*, в четвертом ярусе нередки мхи. Песчаные почвы в соответствии с распространением лесных насаждений комплексируют со слабо подзолистыми суглинками, к которым приурочены смешанные леса. Рельеф — пониженная равнина с небольшими логами и пологими, низкими гривами.

Такие естественные условия предшествуют бугристому лесу, который сменяет описанный выше комплекс лесов, и захватывает довольно большое пространство на протяжении 5-6 *км* несколько южнее д. Тополь Дзержинского (Рождественского) района. Бугристость здесь не резко выра[illegible] Бугорки диаметром до 5 *м* и высотой до 0,5 *м* правильно чередуются с западинками такого же приблизительно диаметра. В древесном насаждении встречается исключительно береза в возрасте 100-120 лет. В подлеске *Betula* sp. и *Rosa acicularis*, при этом деревья приурочены исключительно к западинкам и нижним частям склонов бугорков. Травяной покров здесь резко разделяется на две группировки, приуроченные к рельефу:

1. Ковыльно-разнотравная степь на вершинах бугров.
2. Разнотравный лесной луг в западинках.

Дадим описание этой „бугристой степи по березняку".

2 сентября 1932 г. Восточно-Сибирский Край. Дзержинский (б. Рождественский) район. В 3-4 *км* от дер. Тополь на юг. — Бугристая равнина, окруженная облесенными горами. Комплекс степной растительности на буграх и луговой с березами в западинах.

Растительность бугров. Бугры, в диаметре до 5 *м* и 0,5-1 *м* высотой, правильно чередуются с западинками. Общий фон растительности верхушек и верхней части бугров—буровато-желтоватый. Средняя высота травостоя 45-50 *км*. Покрытие $60^0/_0$. Из растительности преобладают

Stipa sibirica	*Artemisia sericea*
Pulsatilla patens	*Phleum Boehmeri*

и др. Приводим список:

№ по порядку.	Название растений	Ярус	Фаза вегетации	Обилие по Drude
1	×*Stipa sibirica*[1]	I	+(	Sp
2	×*Phleum Boehmeri*	I	+	Sp
3	×*Artemisia sericea*	II	+	Sp_2
4	*Thesium refractum*	III	#	Sp-Sol
5	*Potentilla viscosa*	II	+	Sol
6	*Pulsatilla patens*	II	#	Sp_3
7	*Galium verum*	II	○+	Sp
8	×*Galatella punctata*	I	+(	Sp
9	*Phlomis tuberosa*	III	+	Sol
10	×*Bupleurum falcatum*	II	○	Sol
11	×*Carex pediformis*	III	#	Sol-Sp
12	*Achillea millefolium*	II	○+	Sol
13	*Agropyrum repens*	II	+~	Sp
14	×*Vicia amoena*	II	+	Sol
15	×*Artemisia latifolia*	II	~	Sol
16	×*Aconitum barbatum*	I	+(	Sol
17	×*Fragaria collina*	III	#	Solgr
18	×*Thalictrum foetidum*	II	+	Sol
19	*Geum strictum*	II	+	Sol
20	*Silene otites*	II	+	Sol
21	*Poa pratensis*	II	+	Sol
22	×*Festuca ovina*	II	#	Sol

Всего 22 вида, из них степных 12 или $54^0/_0$.

Растительность западин характеризуется пышно развитым зеленым лесным разнотравием. Почвы — выщелоченный чернозем. Главная масса берез сосредоточена в западинах, очень редко на склонах бугров и никогда не встречается на верхушках бугров. Средняя высота травостоя 70 *см*. Покрытие $100^0/_0$. В травянистом покрове преобладают

Iris ruthenica	*Sanguisorba officinalis*
Filipendula ulmaria	*Rubus saxatilis*

Приводим полный список видов в западине:

№ по-порядку	Название растений	Ярус	Фаза вегетации	Обилие по Drude
1	*Iris ruthenica*	II	#	Cop_2
2	*Calamagrostis arundinacea*	II	+	Sol-Sp
3	*Filipendula ulmaria*	I	+(	Sp
4	*Rubus saxatilis*	III	#	„
5	*Allium schoenoprasum*	II	+	Sol
6	*Serratula coronata*	III	+~	Sp

---

[1] Степные виды обозначены знаком × в начале названия.

№ по порядку.	Название растений	Ярус	Фаза вегетации	Обилие по Drude
7	*Geranium pseudo-sibiricum*	II	#	„
8	*Viola pratensis*	III	#	Sol-Sp
9	*V. uniflora*	III	+	Sp
10	*Potentilla viscosa*	II	+(	Sol
11	*Carex pediformis*	III	#	Solgr
12	*Vicia cracca*	II	+	Sol
13	*Rosa acicularis*	I	#	Sol
14	*Galium verum*	II	+	Sol Sp
15	*Sanguisorba officinalis* .	I	+(	Sp
16	*Agrostis alba*	I	+	Sol-Sp
17	*Rumex acetosa*	I	#	Sol
18	*Artemisia latifolia* . . .	II	~+	Sp
19	*Tragopogon orientalis* . .	III	~	Spgr
20	*Thalictrum minus* . . .	II	+	Sol
21	*Trifolium lupinaster* . . .	II	+(	Sol
22	*Lathyrus pratensis* . . .	II	~	Sol
23	*L. humilis*	II	#	Sol
24	*Achillea millefolium* . .	I	(	Sol
25	*Poa pratensis*	I	+	Sol
26	*Phlomis tuberosa*	III	+	Sol
27	*Tanacetum vulgare* . . .	I	+~	Sol
28	*Pulsatilla patens*	II	#	Sol-Sp
29	*Agropyrum repens*	I	+	Sol
30	*Betula verrucosa*	—		Sol

Такую своеобразную бугристую комплексную ассоциацию назовем „бугристой степью по березовому лесу“.

В степной зоне наблюдается ряд ассоциаций в различных условиях рельефа.

Очень типична бугристая степь на равнине 10 *км* на запад от г. Канска. Приводим полное ее описание:

6/VII—31 г. Восточно-Сибирский край. Канский район. В 10 *км* к западу от г. Канска. Вторая терраса р. Кана, бугристая равнина. Комплекс степной растительности на буграх и луговой в западинах.

Растительность бугров. Бугры в диаметре 8 — 10 *м*, 0,5 *м* высоты. Желтовато-серый аспект *Festuca valesiaca* и *Agropyrum cristatum* var. *imbricatum*. Задернованность 20—25%, преимущественно злаки *Koeleria gracilis*, *Festuca ovina* и *Carex stenophylla*. Покрытие 40—50% — те же злаки и *Potentilla subacaulis* и *Umbilicus spinosus*. В I ярусе 35 — 40 *см* колоски *Agropyrum cristatum* var. *imbricatum*. Во II ярусе 20 *см* высоты—*Koeleria* и *Festuca*. III ярус—*Carex stenophylla*, *Veronica incana* и др. Приводим общий список растительности:

№ по порядку	Названия растений	Обилие по Drude
1	×*Festuca valesiaca*	Soc
2	×*Agropyrum cristatum* var. . . . . *imbricatum*	„ Cop$_2$
3	×*Carex stenophylla*	Soc
4	×*Androsace septentrionalis*	Sol
5	×*Potentilla subacaulis*	Sp
6	×*Umbilicus spinosus*	Sol
7	×*Veronica incana*	Sp
8	×*Statice speciosa*	Sol
9	×*Potentilla bifurca*	„
10	×*Koeleria gracilis*	„

№ по порядку	Названия растений	Обилие по Drude
11	×*Aster altaicus*	„
12	×*Iris flavissima*	„
13	×*Artemisia glauca*	„
14	*Taraxacum vulgare*	„
15	×*Artemisia frigida*	„
16	×*Oxytropis pilosa*	„
17	×*Thalictrum petaloideum*	„
18	×*Avena desertorum*	„
19	×*Galatella Hauptii*	„
20	×*Astragalus adsurgens*	„
21	×*Bupleurum falcatum*	„
22	*Plantago media*	„
23	*Senecio campestris*	„
24	×*Potentilla vulgaris*	„
25	×*Kochia prostrata*	„
26	*Artemisia campestris*	Un
27	*Galium verum*	Sol
28	*Agropyrum repens*	„

Всего 28 видов, из них степных 22 или 80%.

Растительность западин — пышное, ярко-зеленое лугово-лесное разнотравие. Покрытие 100%. Задернованнось 60%.

Приводим полный список видов:

Avena pratensis
×*Phleum Boehmeri*
×*Avena desertorum*
Calamagrostis epigejos
Poa palustris
P. sibirica
Bromus inermis
×*Agropyrum pseudo-agropyrum*
Iris ruthenica
×*Carex pediformis*
×*Euphorbia alpina*
×*Aster alpinus*
×*Aconitum barbatum*
×*Potentilla bifurca*
P. flagellaris
×*P. sibirica*
Galium verum
Galium boreale
Veratrum nigrum
Viola uniflora
Dracocephalum Ruyschiana
Paeonia anomala
Filipendula ulmaria
Pulsatilla patens
Rosa acicularis
×*Campanula sibirica*
×*C. glomerata*
Senecio campestris
×*Nepeta lavandulacea*
Rubus saxatilis
Sanguisorba officinalis
Vicia cracca
Hypericum perforatum
×*Bupleurum falcatum*
×*Thalictrum foetidum*
Th. minus
Th. simplex
Hemerocallis flava
×*Scabiosa ochroleuca*
Libanotis montana
×*Stipa Joannis*
×*Artemisia glauca*
×*A. macrantha*
×*A. latifolia*
×*A. laciniata*
×*A.* sp.
Geranium pratense
G. pseudo-sibiricum
Achillea millefolium
×*Onobrychis sativa*
Phlomis tuberosa
Silene otites
×*Galatella punctata*
Viola sp.
×*Gentiana macrophylla*
Scutellaria scordiifolia
Lathyrus pratensis
L. humilis
×*Fragaria collina*
Saussurea discolor
Hypochaeris maculata
Crepis praemorsa
Pedicularis comosa
Anemone sylvestris
Valeriana dubia
Solidago virga-aurea
Myosotis palustris
×*Medicago falcata*
Betula verrucosa
Stellaria graminea
Tanacetum vulgare
×*Anagallidium dichotomum*
Erigeron àcris
Plantago media

Всего 74 видов, из них степных 27 или 36%.

Это наиболее степной вариант степи.

Остальные варианты имеют известную закономерность, располагаясь по склону водораздела. Не давая детального описания отдельных примеров разных вариантов, мы дадим здесь уже только некоторую сводку.

В северной части лесостепной зоны интересующий нас комплекс растительности представлен „бугристой дернисто-луговой степью по парковым березнякам“. Очень типично выражена такая ассоциация между с. Георгиевка и Архангельской Канского района. Приурочены эти березняки к пологим водораздельным пространствам. Среди групп старых мощно развитых берез, растущих в слабо выраженных западинах, по широким полянам между ними пышные лесостепные луга. в которых разнотравие совершенно маскирует злаки. Микрорельеф слабо выражен — западины широких очертаний, разница высот с буграми около 0,5 *м*; соответственно этому нет резкой разницы между растительностью бугров и западин. Видовой состав одинаков, в то время как в западинах преобладает разнотравие

Pulsatilla patens
Iris ruthenica
Achillea millefolium
Phlomis tuberosa
Artemisia latifolia
и др.,

на вершинах бугров основными растениями являются злаки:

Stipa sibirica
Trisetum sibiricum
Poa pratensis
и из осок *Carex stenophylla*

Видовой состав очень пестрый — зарегистрировано 97 видов, из них степных форм всего 9 — 17%. Покрытие около 80%. Почва, к которой приурочена эта ассоциация, — на бугорках средний комковатый чернозем в западинах выщелоченный чернозем и реже слабо подзолистая.

В южной части лесостепи, в ее ковыльно-кипцовой подзоне бугристая степь представлена несколькими вариантами. На буграх ассоциации зависят от положения по склону водораздела, в западинах — исключительно от глубины западины.

Ассоциации бугров можно свести к 4 основным типам:

1. Ковыльно-полынная степь.
2. Тонконоговая.
3. Обедненная тонконогово-осочковая.
4. Пырейно-солонцеватая.

1. Водоразделы и верхние части склонов заняты по буграм ковыльно-полынной ассоциацией. Основа ассоциации *Stipa capillata*, совместно с *Artemisia glauca*, образующие I ярус 60 — 70 *см* высоты. Во II ярусе *Koeleria gracilis* и *Festuca ovina*, из разнотравия наиболее характерны

Veronica incana
Bupleurum falcatum
Pulsatilla patens
Galium verum
Phlomis tuberosa

Все перечисленные виды являются константами, встречены на 100 — 80% обследованных участков. Число видов на отдельном бугорке 18 — 20, в сводном списке число их 55. Степных форм 53% (45 — 65%).

Ассоциация западин, комплексирующихся с ковыльной степью, обыкновенно мелкий степной березняк с лугово-лесным разнотравием, подробно описанной для лесной зоны.

2. Ниже, на средней части пологих склонов водоразделов, на слабо солонцеватой почве бугры заняты тонконоговой степью. Основа ассоциации *Koeleria gracilis*, дающая около 80$^0/_0$ покрытия. Остальные степные злаки и разнотравие теряются в этом сложном фоне. Константы:

Koeleria gracilis
Festuca ovina } I ярус
Galium verum
Carex stenophylla II ярус

Очень характерны также

Androsace septentrionalis
Thalictrum petaloideum

Во второй половине лета часто появляются метелки,

Poa attenuata
Stipa sibirica

давая редкий верхний ярус над *Koeleria*, а также *Artemisia glauca* и *A. campestris* На отдельных участках зарегистрировано 14—29 видов. Общий список ассоциации 61 вид. Степистость 50—70$^0/_0$. Средняя степистость около 62$^0/_0$.

Эта ассоциация изредка вместе с ковыльно-полынной степью комплексируется с глубокими западинами с березняком, но, как правило, занимает безлесные участки в средней части склонов в комплексе с одним из типов дернисто-луговых западин.

3. Еще ниже по буграм последней трети склона, где почва засолена сильнее, на солонцеватых почвах (А — 7 — 15 *см*) или на средних столбчатых солонцах ассоциация тонконоговой степи переходит в другую, которую можно назвать: обедненная тонконогово-осочковая степь.

По видовому составу она сходна с тонконоговой степью, но соотношение видов другое. Преобладают:

Carex stenophylla *Koeleria gracilis*

Из разнотравия обильна *Veronica incana*, иногда *Artemisia glauca*, *A. campestris*. Остальные виды не принимают сколько-нибудь значительного участия в травостое, имея отметку Sol.-un. Высота травостоя всего 16—20 *см*. Покрытие 40—50$^0/_0$, причем все дернинки плохо ограниченны, измельчены и раздроблены. Числовые соотношения ассоциации крайне пестры.

Комплексируется эта ассоциация со всеми типами западин.

4. Бугры шлейфов склонов и первые террасы рек заняты солонцевато-пырейной степью. Основа ассоциации—*Agropyrum repens* var. *glaucum*, образующий вместе с *Artemisia campestris* первый ярус ассоциации до 70—80 *см* высоты. Остальная растительность та же, что и для предыдущей ассоциации:

Koeleria gracilis
Carex stenophylla
Potentilla bifurca
Veronica incana

Но часто попадаются пятна полыней:

Artemisia rupestris
A. maritima
A. frigida
A. glauca

Ниже, по склону, пятна полыней все увеличиваются, и солонцевато-пырейная степь переходит в полынно-солончаковую, ниже которой в долине реки расположены солончаковые луга. Но эти последние ассоциации не входят в бугристый комплекс.

Число видов на участке пырейно-солонцеватой ассоциации 16—20, степных форм 50 — 60%. Почвы, к которым приурочена эта ассоциация, сильно солонцеватые. Горизонт А > 15 *см.*

Теперь, резюмируя сказанное, можно представить зависимость ассоциаций бугров комплекса бугристой степи в виде следующей схемы:

Рельеф	Растительность	Почва
Водоразделы и верхние части склонов	Ковыльно-полынная (*Stipa capillata*+*Art. glauca*) степь.	Комковатый, высоковскипающий средний чернозем.
Средняя часть склонов	Тонконоговая степь (*Koeleria gracilis*).	Слабо-солонцеватая почва.
Нижняя часть склона	Обедненная тонконогово-осочковая степь (*Carex stenophylla*+*Koeleria gracilis*)	Солонцеватые почвы (А — 7 — 15 *см*) и средние столбчатые солонцы.
Шлейфы склонов	Солонцевато-пырейная степь (*Agropyrum repens* var. *glaucum*).	Сильно солонцеватые почвы (А>15 *см*).

Как видно, растительность бугров не зависит от выраженности микрорельефа, но от положения на водораздельном склоне и тесно связанной с этим возрастающей засоленностью почвы от водораздела к долине речки.

Напротив, растительность западин не зависит от положения на водоразделе, а главным образом от глубины западины и связанной с этим выщелоченностью почвы.

Исключение из этого правила представляет только один тип злаково-солонцеватых западин, почти никогда не встречающихся в средних и верхних частях склонов, но занимающих западины среди солонцеватых почв в нижних частях склонов в комплексе с обедненной тонконоговой и с пырейно-солонцеватой степью. Почвоприуроченность их проследить не удалось. Повидимому, они занимают один из видов выщелоченных черноземов (деградированных солонцов?).

В отличие от других типов западин, в этой ассоциации преобладают злаки:

Phleum Boehmeri
Poa pratensis
Avena pratensis
Trisetum sibiricum
Calamagrostis epigejos
Festuca valesiaca

Разнотравие многочисленное по видовому составу, но не обильно; Наиболее характерны:

Galium verum
Senecio campestris
Trifolium lupinaster
Iris ruthenica
Polygala comosa
Ranunculus polyanthemus

Количество видов на площадке 37—55. Степных форм 12—12%. Покрытие 100%.

Остальные типы растительности западин, в зависимости от глубины, можно подразделить следующим образом:

1. Березовые колки в западинах со слабо подзолистыми почвами. Ничем не отличаются от описанных выше западин в лесной области. Приводить их описание вторично не будем.

2. Глубокие западины с мощными выщелоченными черноземами заняты луговым разнотравием. Травостой очень пышный и густой. Высота I яруса с отдельными побегами *Polygonum bistorta*, *Lilium martagon*, *Hypochaeris maculata*, *Poa pratensis* и др. достигает до 1 *м* высоты. Во II ярусе, 40 — 50 *см* высоты, основная масса — разнотравие — *Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis*, *Campanula glomerata*. В III ярусе 30 *см* высоты, — *Iris ruthenica*, *Carex pediformis*. Покрытие $100^0/_0$. Количество видов на участке 40 — 50. Степных форм всего 5 — 12%. Это

Stipa Joannis	*Nepeta lavandulacea*
Festuca ovina	*Phleum Boehmeri*

3. В более мелких западинах с сильно выщелоченными черноземами ассоциация дернисто-луговой степи — *Pulsatilla patens*+*Iris ruthenica*+*Festuca ovina*. Количество видов на участке также еще не велико (40 — 64), но из них явно преобладают, вытесняя все остальные, три названных вида. Степных форм 12 — $18^0/_0$ —

Stipa Joannis	*Campanula sibirica*
Festuca ovina	*Veronica incana*
Onobrychis sativa	и др.

Покрытие $80^0/_0$.

4. В мелких западинах с маломощными выщелоченными черноземами *Iris ruthenica* отступает на второе место и основными растениями новой ассоциации типчаково-простреловой степи остаются:

Pulsatilla patens и *Festuca ovina*.

Кроме этих растений характерны также

Scorzonera radiata	*Saussurea discolor*
Vicia megalotropis	*Artemisia macrantha*
Carex pediformis	*Koeleria gracilis*

Покрытие 70 — $80^0/_0$. Количество видов на участке 35 — 50. Степистость по сравнению с предыдущей повышена — 27 — $18^0/_0$ степных форм.

Микро-рельеф	Растительность	Почвы
Очень глубокие	Березовые колки	Слабо-подзолистые
Глубокие	Лугово-разнотравные степн. форм 5 — $12^0/_0$	Мощные выщелоченные черноземы
Мелкие	Прострелово-ирисовые Степн. форм 12 — $18^0/_0$	Сильно выщелоченные средние черноземы
Очень мелкие	Типчаково-простреловые. Степняков 18 — $27^0/_0$	Выщелоченные маломощные черноземы
Мелкие	Злаково-солонцеватые	Деградированные солонцы

Кроме приведенных выше описаний „бугристой степи“ в б. Канском округе, мы имеем еще сведения о существовании таковой в Балаганской степи (б. Иркутского округа), в Забайкалье (по р. Читинка) (А. Куминова). Подобное же образование указывается геоботаником Винской С. в Сухо-Бузимской лесостепи (севернее г. Красноярска). И весьма слабо выраженные плоские возвышения и понижения многоугольной формы, более-менее правильно чередующиеся с степными повышениями и густотравной растительностью в понижениях наблюдались В. В. Ревердатто на юг от с. Ужур б. Ачинского округа. Таким образом, за исключением последнего указания, все остальные местонахождения бугристой степи констатированы на территории Восточно-Сибирского края.

Из бесед с канским населением Т. Н. Буториной удалось выяснить, что местные жители каким-то образом связывают образование бугристой степи с вечной мерзлотой.

Обратив внимание на это обстоятельство и сопоставив еще ряд фактов, мы приходим к глубокому убеждению, что, действительно, образование бугров бугристой степи связано с явлениями вечной мерзлоты, и бугристая степь должна быть причислена к разновидностям ландшафта области вечной мерзлоты.

При внимательном изучении карт М. Сумгина „Распространение вечной мерзлоты в пределах СССР“ и в „Схематическая карта вечной мерзлоты в СССР по типам географического ее распространения“ в его известной работе „Вечная мерзлота почвы в пределах СССР“ (Владивосток 1927 г.), мы должны констатировать, что

1. Почти все перечисленные местонахождения бугристой степи находятся севернее и восточнее линии „южной границы вечной мерзлоты по современным данным“, приводимой М. Сумгиным;
2. Почти все наши указания бугристой степи совпадают с территорией „постоянной вечной мерзлоты“ на тех же картах;
3. Местонахождения бугристой степи, указанные вне области вечной мерзлоты, во всяком случае, не далеко выходят за ее границы.

Все эти обстоятельства убеждают нас в том, что мы имеем несомненную связь между своеобразной формой рельефа бугристой степи и вечной мерзлотой.

Приведем еще некоторые факты и соображения. Характерная форма рельефа области вечной мерзлоты „бугристая тундра“ или „торфяные бугры“ описаны в низовьях Енисея в Туруханском крае Драницыным[1] и Кузнецовым Н. И.[2] для лесотундры на широте 68° 17′. Значительно южнее, ближе к нашим районам, где констатирована бугристая степь, торфяные бугры были описаны Л. В. Шумиловой[3] для водораздела Подкаменная Тунгузка — Нижняя Тунгузка, т. е. в глубоко лесной области. Еще южнее торфяные бугры констатированы Боровиковым[4], а именно, в районе Катанги — Ангары.

Все эти южные показания нахождения торфяных бугров находятся не в зоне лесотундры, т. е. не в зоне полярной вечной мерзлоты, а в лесной области, но в то же время в пределах области вечной мерзлоты, по М. Сумгину.

Происхождение таких торфяных бугров великолепно доказано М. Сумгиным в его работе: „Современное положение исследования вечной мерзлоты в СССР и т. д“.[5]

Таким образом, торфяные бугры являются характерной формой ландшафта для тундры, лесотундры и лесной области, внутри области вечной мерзлоты, и переходят на юге в степной области в сходную форму рельефа, свойственную бугристой степи.

---

[1] Драницын Д. А. О некоторых зональных формах рельефа крайнего Севера. Почвоведение, № 4, 1914

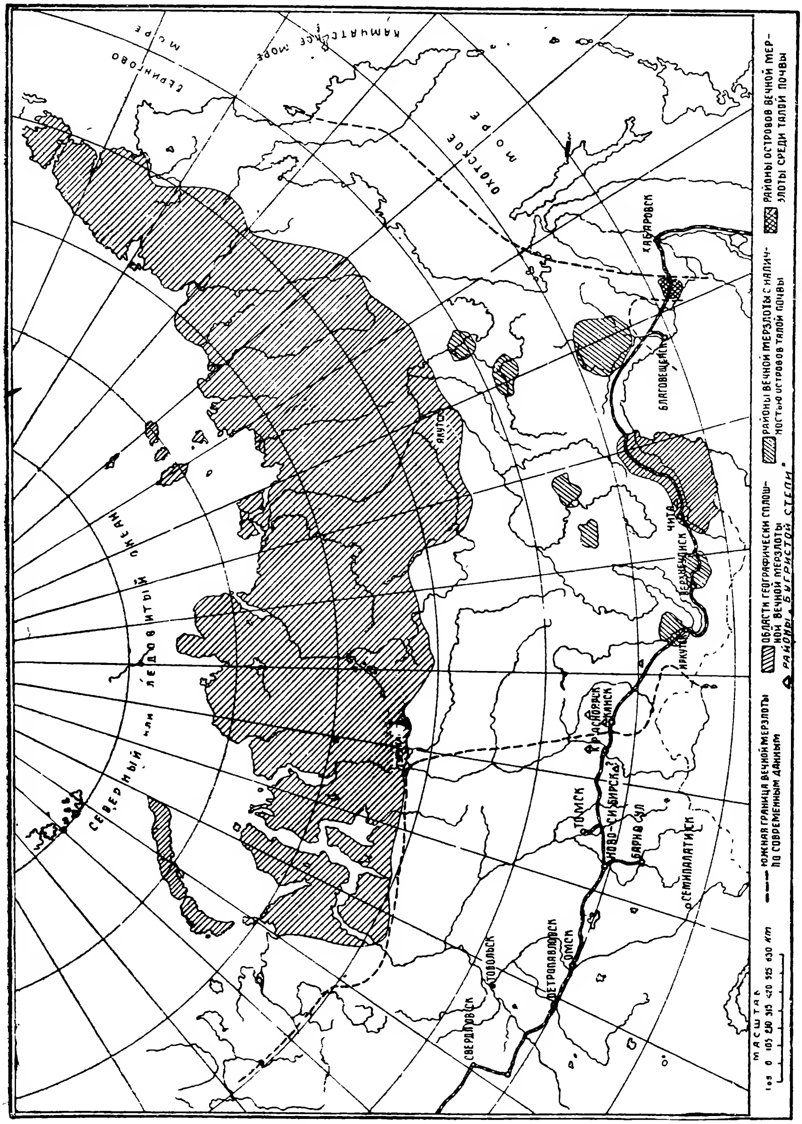
[2] Кузнецов Н И. Енисейская лесотундра. Предв. отчет о бот. обследов. Сибири и Туркестана за 1914 г. С.П.Б. 1916.

[3] Л. В. Шумилова О бугристых торфяниках Туруханского края.

[4] Боровиков. Очерк растительности западного Заангарья. Труды почв.-бот. экспедиций. Ботан. исследования 1909 г, СПБ 1912.

[5] См. сборник „Вечная мерзлота“. Изд. Ак. наук. 1930.

Но если возникновение торфяных бугров хорошо объяснено М. Сумгиным. то каким образом объяснить образование бугров в степи? В своих объяснениях происхождения торфяных бугров и других сходных форм рельефа М. Сумгин, говоря об условиях, необходимых для возникновения напряжения в плывунных массах и воде, ведущих к образованию бугров, указывает на „неравномерность промерзания почвы“, имеющее место в силу тех или иных причин. Нам кажется, что мы, в нашем случае возникновения степных бугров, имеем точно также первопричиной неравномерное промерзание почвы в условиях комплексной степи на разностях черноземов с глубоко столбчатыми солонцами.


Берингово море
Камчатское море
Охотское море
Северный Ледовитый или Ледовитый океан
Хабаровск
Благовещенск
Якутск
Чита
Верхнеудинск
Иркутск
Красноярск
Канск
Томск
Ново-Сибирск
Барнаул
Семипалатинск
Омск
Петропавловск
Тобольск
Свердловск
Масштаб
1:5 0 105 210 315 420 525 630 км
Южная граница вечной мерзлоты по современным данным
Области географически сплошной вечной мерзлоты
Районы вечной мерзлоты с наличностью островов талой почвы
Районы островов вечной мерзлоты среди талой почвы
Районы „бугристой степи“

Карта распространения вечной мерзлоты в пределах СССР. Составил М. Сумгин.

В Средней Сибири и Забайкалье, в степях Хакассии, Канской, Балаганской, Ононской, Борзинских и Приаргуньских весьма широко распространены „комплексные степи“, где пятна глубокостолбчатых солонцов чередуются с пятнами зональных почв (черноземы, каштановые почвы и т. д.). Можно сказать, что комплексность почв — характерное явление для степей Средней Сибири и Забайкалья. В условиях существования такого почвенного комплекса, в области вечной мерзлоты при осенне-зимнем промерзании почвы мы неизбежно столкнемся с фактором чрезвычайно неравномерного промерзания верхних горизонтов почв. Пятна глубокостолбчатых солонцов, окруженных зональной почвой, будут, вследствие нахождения в горизонте в богатых солями почвенных растворов значительно медленнее промерзать, чем окружающие пятно черноземы или каштановые почвы. Таким образом, имеются предпосылки для образования Сумгинского „талика“ со всеми вытекающими отсюда последствиями ввиде возникновения в дальнейшем бугра.

Почвы в понижениях между начинающими образовываться буграми выщелачиваются водами тающих снегов и стекающих дождей, улучшая условия глубокого промерзания, с одной стороны, и, с другой — содействуя поселению здесь более мезофитной травянистой растительности с кустарником и деревьями.

В высшей степени замечательно, что все описанные нами участки бугристой степи находятся или в речных долинах, или на склонах и ни разу — на водоразделах!

Не менее интересен и тот факт, что в этих же условиях рельефа в Средней Сибири обычно залегают глубокостолбчатые солонцы (Криштофович, Благовещенский и др.).

Подтверждением наших соображений являются следующие наблюдения почвоведа Благовещенского в Канской степи: „По выходе из гор реки сразу сильно разливаются, долина становится шире... В понижениях (дно долины) образуются участки с торфянистой почвой и иногда с мерзлыми горизонтами; а у подножья склонов проходит неширокая полоса солонцов.“ „Иногда на солонцах попадалась мерзлота во второй половине лета на глубине 120—130 *см*. Но едва ли эта мерзлота была „вечная“, скорее это были остатки не успевшего оттаять зимнего промерзания“.

По карте М. Сумгина вся Канская степь находится в области вечной мерзлоты, и вряд ли основательно сомнение Благовещенского в наличии в речных долинам именно „вечной” мерзлоты.

Наоборот, из наблюдений Благовещенского мы делаем выводы:

1. Приуроченность солонцов к подножиям склонов и речным долинам;
2. Промерзание почвы солонцов.

А это делает весьма вероятным наши вышеизложенные соображения о возможности возникновения степных бугров.

Приуроченность комплексных солонцеватых почв к речным долинам и подножиям склонов, где в то же время наиболее часто констатированы участки бугристой степи, дает возможность связать их образование с большей подвижностью вод и плывунных масс и близостью их к верхним почвенным горизонтам, что является, при наличии вечной мерзлоты, одним из факторов возникновения и роста бугров в моменты промерзания почвенных горизонтов.

Нам кажется, что всего вышеизложенного достаточно, чтобы сделать следующие выводы:

1. Бугристая степь является характерной формой ландшафта склонов речных долин в лесостепи и степи области вечной мерзлоты.

2. Происхождение бугристой степи связано с неравномерным промерзанием почвы, комплекса солонцов и зональных почв.
3. Механизм возникновения бугров в общем тот же, как описанный Сумгиным для других, сходных форм ландшафта.

V. V. REVERDATTO UND T. N. BUTORINA

Die Assoziationen der Bülten in den Steppen Zentral-Sibiriens

Zusammenfassung

Verfasser beschreiben die von ihnen im Jahre 1931 erforschten Assoziationen der Bülten-Steppe in der Umgegend der Stadt Kansk. Das Relief der Steppe bilden in ziemlich regelmässigen Abständen von einander gelegene flache, abgerundete Bodenerhöhungen von 5—12 m. Durchmesser, die Bülten, und die mit ihnen alternierenden dazwischen liegenden Senken. Bei der Charakteristik der Pflanzencoenosen sowohl der Bülten als der Senken widmen die Verfasser ihre Aufmerksamkeit gleichfalls der Beschreibung der Bodenverhältnisse. Das von ihnen über die Assoziationen der Bülten in Zusammenhang mit dem über das Relief Gesagten lässt sich in folgendes zusammenfassen:

Relief.	Vegetation	Böden
Wasserscheide und oberer Teil der Hänge	*Stipa capillata* + *Artemisia glauca*-Steppe	Klumpiger hoch aufkochender Tschernosem
Mittlerer Teil der Hänge	*Koeleria gracilis*-Steppe	Schwach salzhaltige Böden
Unterer Teil der Hänge	Verarmte *Carex stenophylla* + *Koeleria gracilis*-Steppe	Salzhaltige (A — 7 — 15) und mittlere Säulen-Solonez Böden.
Schleppe der Hänge	*Agropyron repens* var. *glauca*-Steppe	Stark salzhaltige Böden (A > 15 *cm*).

Die Vegetationstypen der Senken lassen sich in Abhängigkeit von ihrer Tiefe folgender Massen einteilen:

Mikrorelief	Vegetation	Böden
Sehr tief	Birkengruppen	Schwach podsoliert
Tief	Krautig-grasige Assoziationen Steppenformen 5—12%	Mächtiger ausgelaugter Tschernozem
Flach	*Pulsatilla patens* + *Iris ruthenica* Steppenformen 12—18%	Stark ausgelaugter Tschernozem von mittlerer Mächtigkeit
Sehr flach	*Pulsatilla patens* + *Festuca ovina*. Steppenformen 18—27%	Ausgelaugter Tschernozem von geringer Mächtigkeit
Ganz flach	Solonez-Gräserassoziationen	Degradierter Solonez

Bei der Untersuchung der Frage nach der Entstehungsweise der Bültensteppe weisen die Verfasser auf unzweifelhaften Zusammenhang zwischen der eigenartigen Form des Reliefs derselben und dem ewig gefrorenen Zustand des Bodens hin. In seiner Besprechung der für die Bildung von Torfbülten und ähnlichen Reliefformen notwendigen Bedingungen führt M. Sumgin das durch die einen oder anderen Ursachen stattfindende „ungleichmässige Gefrieren des Bodens“ an. Nach Ansicht der Verfasser bildet eine der Hauptursachen der Entstehung der Steppenbülten unter

dem in der Komplex-Steppe herrschenden Verhältnissen gleichfalls das ungleichmässige Gefrieren des Bodens, bedingt durch die Unterschiede zwischen Tschernozem und tiefen Säulensolonez.

Auf Grund der vorhergehenden Ausführungen kommen die Verfasser zu folgenden Schlussfolgerungen:

1. Die Bültensteppe bildet eine charakteristische Landschaftsform der Flusstalhänge in der Waldsteppe und den Steppen im Gebiet des ewig gefrorenen Bodens.
2. Die Entstehung der Bültensteppe steht in Zusammenhang mit dem ungleichmässigen Gefrieren des Bodens, bestehend aus dem Komplex der Solonez und zonaler Böden.
3. Der Entstehungsmechanismus der Bülten stimmt im allgemeinen mit dem von Sumgin für andere analoge Landschaftsformen beschriebenen überein.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 3
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 3

В. Б. СОЧАВА

Растительные ассоциации Анабарской тундры

С 5 рисунками

(Получено 14 X 1933)

Равнинная территория Анабарской тундры в силу однообразия рельефа, геологического строения и единства происхождения флоры на всем ее протяжении не представляет условий для разнообразия растительных ассоциаций. Анабарская тундра расчленяется на четыре ботанико-географические подзоны, из которых только две северных подзона арктических тундр и подзона лишайниковых тундр) были более или менее подробно изучены в фитоценологическом отношении нашей экспедицией 1932 г. История исследования Анабарского бассейна, его физико-географическое и общее ботанико-географическое описание даны в статье: „Тундры бассейна р. Анабары“ [1], непосредственным продолжением которой является настоящий очерк, посвященный анализу растительных ассоциаций двух северных подзон Анабарской тундры (к северу от 72,5° с. ш.) и их взаимоотношению с условиями местообитания. Заключительной частью обеих статей явится специальная работа, посвященная элементарным геоботаническим районам и тундровым пространствам края, как кормовой базе животноводства. В настоящий момент она подготовляется к печати.

Описание растительных ассоциаций любой территории должно производиться не иначе как по определенной системе, позволяющей объединить отдельные ассоциации в естественные группы, дающей представление о взаимоотношении их с условиями существования растительности, а также отражающей их динамику. При бессистемном описании фитоценозов, скажем по маршруту исследователя, работа в лучшем случае может явиться сырым материалом, а при расположении их в искусственные односторонние системы открываются возможности для ошибочных теоретических и производственных выводов. Вопросы классификации тундровых фитоценозов, хотя и имеют более чем полувековую историю и некоторыми авторами разрешались как в теории, так и на практике, в настоящий момент безусловно заслуживают пересмотра. Необходимость этого пересмотра при классификации ассоциаций азиатских равнинных тундр диктуется еще и тем, что большинство позднейших работ, касающихся классификации тундровой растительности, основано на исследованиях горных тундр Скандинавии, имеющих ряд существенных отличий от наших равнинных тундровых пространств.

Начало геоботанических исследований азиатских тундр, да, по существу говоря, и начало тундроведения было положено акад. А. Ф. Миддендорфом. В главе „Тундра глубокого Севера“, в IV отделе своего знаменитого труда „Путешествие на Север и Восток Сибири“[1] Миддендорф не только дал представление о характере растительности посещенной им центральной части Таймырского полуострова, но и выдвинул ряд важных принципиальных вопросов тундровой геоботаники, хотя и получивших признание в литературе того времени, но не оказавших должного влияния на дальнейшее изучение растительности тундр. Из числа этих вопросов наибольшее значение имеет попытка увязать характер растительных группировок тундры с особенностью местообитаний. По выражению самого автора, он стремился дать „ясное понятие об основных условиях образования тундр“, что является исходной точкой в проблеме классификации тундровых растительных ассоциаций.

---

[1] В. Б. Сочава. Тундры бассейна р Анабары. Изв. Гос. Геогр. о-ва. LXV, 4 (1933)

Решающую роль в распределении растительных группировок в тундре Миддендорф придал увлажнению, разделив тундру в зависимости от „положения ее над высотой вод данной местности“ (стр.707) на высокую и низменную. В пределах высокой тундры он выделял разности в зависимости от свойств субстрата: политриховую тундру „с диллювиальной почвой песчаного, либо глинистого, либо валунного свойства“ и лишайниковую тундру, приуроченную к скалистому грунту. Насколько большое значение Миддендорф придавал почвенно-грунтовым условиям в вопросах распределения тундровой растительности, видно из следующей его фразы: „Высокая тундра указывает уже на то, что неблагоприятность почвы почти в состоянии соперничать с неблагоприятностью климата“. При дальнейшей классификации низменной тундры Миддендорф обращает внимание на свойственный ей торфянистый горизонт, а также пересыщенность в некоторых случаях влагою, совершенно правильно связывая с последним обстоятельством лучшее прогревание субстрата. Наконец, им выдвигается значение таких факторов, как вечная мерзлота, приточность увлажнения и удобрения тундровой почвы животными (песцами и лисами) и весенними разливами рек. Уделяя, таким образом, большое внимание условиям существования тундровой растительности и кладя именно их в основу типологии тундр, Миддендорф не обратил должного внимания на сколько-нибудь детальный анализ растительности и ее группировок, что вполне объяснимо по состоянию ботанической науки того времени.

Эта сторона вопроса начинает получать освещение лишь в 80-х годах, когда Гультом (Hult) и др. кладется начало изучению растительных ценозов Фенноскандии с ее горно-тундровыми и близкими к ним по структуре растительными группировками. В русской литературе по тундрам это направление до самого последнего времени не находило отклика.

В 1881 г. Гульт публикует статью „Опыт аналитического рассмотрения растительных формаций“, посвященную изучению фитоценозов Эстерботнии и Кемской Лапландии на отрезке от полярного круга на юге и до 67°45′ на севере[2]. Объектом исследования Гульта, по его утверждению, являлось „растительное сообщество независимо от внешних условий или каких-либо других влияющих на нее моментов“. Автор впервые в тундроподобных формациях производит количественный учет растительности по методу Друде, внося в него некоторые видоизменения. При классификации ассоциаций Гульт обращает исключительное внимание на степень распространения в пределах ассоциации отдельных жизненных форм, предлагая довольно оригинальный, но не нашедший впоследствии распространения метод графического изображения структуры растительной ассоциации. Выделяя ассоциации и так или иначе систематизируя их, Гульт основывается исключительно на растительном покрове, протестуя даже против того, чтобы в название ассоциаций вводились обозначения, характеризующие местообитание на том основании, что между растительностью и местообитанием прямой зависимости не существует; „одна и та же формация, говорит Гульт, может встречаться в различных местообитаниях“. В другой своей статье Гульт применяет аналогичную методику уже к высокогорно-тундровой растительности северной Финляндии.[1] Уделяя в обеих работах большое внимание анализу растительных ассоциаций, Гульт почти не касается принципов их классификации.

---

[1] А. Ф. Миддендорф. Путешествие на Север и Восток Сибири. Часть 1, отдел IV. Растительность Сибири. СПБ (1867).

[2] R. Hult. Försok till analytisk behandling of växtformacionerna. Meddelanden of societas pro Fauna et Flora Fennica, Attonde Häftet, Helsingfors (1881). Стр. 1—156.

Первая более или менее основательная попытка фитоценологической классификации тундровой растительности принадлежит Альберту Нильсону (A. Nilsson, 1902)[2]. Последний, учитывая руководящую роль определенной жизненной формы в растительных ассоциациях, делит их на четыре серии: 1) верещатники (hedserien), 2) луговины (ängsserien), 3) травяные болота (kärrserien), 4) моховые болота (myrserien). Впоследствии Фриз (Th. Fries) подверг эту классификацию некоторой переработке, в таком переработанном виде она получила широкую известность в ботанической литературе. При выделении и классификации растительных ассоциаций Фриз[3] старался подходить в духе постановлений Брюссельского ботанического конгресса. Под местообитанием он понимает субстрат в его взаимоотношении с растительностью. Ассоциация, по Фризу, в большинстве случаев приурочена к одному типу местообитания, но может быть приурочена и к разным (стр. 47—48). Стоя в значительной мере на позиции Варминга, Фриз считает тем не менее правильным подходить к систематизации растительных ассоциаций, имея в виду как жизненные формы, так и условия местопроизрастания. Эти два фактора, по его мнению, изменяются не параллельно, почему и не могут быть одновременно положены в основу классификации. В конечном счете Фриз предлагает при классификации ассоциаций и их установлении исходить из жизненных форм и принимает в основе схему Нильсона, объединяя две последних его серии в одну (Moorserie) с последующим разделением на две фации.

Таким образом, Фриз считает необходимым при классификации игнорировать местообитания, но на практике этот принцип им не выдерживается. Четыре основных группы растительных ассоциаций, принятых Фризом: Heideserie, Wiesenserie, Moorserie, Wasserpflanzenassoziationen скорее могут рассматриваться как нечто цельное, с точки зрения общности местообитания входящих в них ассоциаций, чем как объединяющие группировки, близкие по руководящим жизненным формам и общей физиономии. С точки зрения жизненных форм очень мало общего у таких групп как: Wiesen, Wiesenweidengebüsche, Wiesenwälder, объединенных им в Wiesenserie. То обстоятельство, что флористико-физиономическая классификация Нильсона Фриза отражает условия существования растительности, было отмечено Ю. Д. Цинзерлингом,[1] который отождествил серии Фриза со своими эдафическими макроциклами, считая также, что серии и фации Фриза в известной мере отражают и эколого-эдафические группы В. Н. Сукачева. Однако, несомненно, что в классификации Нильсона — Фриза придано достаточное значение и жизненным формам, а также флористическим особенностям, в силу чего вся классификация, в противоречии с тем, что утверждает в начале своей работы Фриз, построена на двух принципах: местообитания и жизненных форм. В сравнении с Гультом и некоторыми новейшими фитоценологами, работавшими в горных тундрах Скандинавии (например Дю Риэ), Фриз обращает наибольшее внимание на условия существования растительности: главнейшей целью геоботанических исследований, по его мнению, является установление зависимости между отдельными факторами местообитания и характером растительности. Эта последняя точка зрения не встречает достаточного сочувствия среди позднейших скандинавских авторов. Так, например, Тенгваль (Tengwall)[2], хотя и уделяет некоторое внимание местообитанию, но классифицирует ассоциации по принципу жизненных форм, а в вводной части своей работы утверждает, что ассоциации характеризуются лишь константными видами и определенной физиономией, в силу чего Тенгваль строго придерживается „флористико-физиономических принципов“ в фитоценологии. Это флористико-физиономическое направление в тундроведении нашло наиболее яркое выражение в работе Дю-Риэ (Du Rietz), посвященной горным лишайниковым тундрам южной Норвегии[3]. В ней автор выделяет и классифицирует ассоциации исключительно по флористическому принципу; условия существования растительности рассматриваются им очень сжато и схематично.

---

[1] R. Hult. Die alpinen Pflanzenformationen des nördlichsten Finlands. Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 14 (1887).

[2] A. Nilsson. Svenska vastsamhällen. Tidskr. för Skogshushallen. № 3 (1902).

[3] Th. Fries. Botanische Untersuchungen im nördlichen Schweden. Upsala—Stockholm. (1913).

Из других авторов Смидт (H. Smith)[4], хотя и придерживается системы Нильсена — Фриза, но оговаривает, что ее преимуществом является только наглядность. Он считает, что претендовать на естественность и достаточную научную обоснованность эта система не может, и вопрос об отнесении растительных ассоциаций в ту или иную серию во многих случаях оказывается условным, равно как условна с его точки зрения вся классификационная система Нильсона — Фриза.

Танфильев[5], исследования которого в Тиманской тундре (1892) явились наиболее крупным событием после работ Миддендорфа в деле изучения тундр нашей страны, в основу разделения тундр на разности положил условия существования растительности и изучением тундровых ассоциаций методами фитоценологии не занимался.

В азиатских тундрах отдельные фитоценологические исследования начали проводиться с 1900 г. (А. К. Каяндер)[6], но материалы в большинстве случаев оставались не опубликованными, или же опубликовались общие ботанико-географические описания, при которых авторы, правда, в той или иной степени имели в виду растительные ассоциации и их связь с местообитанием (Кузнецов 1916[1], Городков 1926[2], Сочава 1930—32[3]). Несколько отличалась от других работа Каяндера, но она лишь в незначительной степени касалась собственно тундровых формаций.

---

[1] Ю. Д. Цинзерлинг. География растительного покрова северозапада Европейской части СССР. Труды Геоморф. и-та Акад. наук. СССР. IV (1932).

[2] Tengwall, T. A. Die Vegetation des Sarekgebietes. Upsala—Stockholm (1920).

[3] G. E. Du Rietz. Zur Kenntnis der flechtenreichen Zwergstrauchheiden im kontinentalen Südnorwegen. Svenska Växtsociologiska Sällskapets Handl., IV, Upsala (1925).

[4] H. Smith. Vegetationen och dcs utvecklingshistoria i det centralsvenska högfjällsområdet. Upsala (1920).

[5] Г. И. Танфильев, Изв. Геогр. О-ва. XX, 1 (1894).

[6] A. K. Cajander. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Alluvionen des nördlichen Eurasiens, 1, Acta Soc. Sc. Fennicae, XXXII, (1903.)

Законченный характер носят лишь новейшие фитоценологические исследования тундр Европейской части СССР. В. Н. Андреев (1931)[4] дал описание растительных ассоциаций полуострова Канина. При систематизации их автор учитывал как флористико-физиономический принцип, так и ландшафтно-географические особенности территории. Растительность Канинской тундры автор прежде всего разделяет на типы, исходя при этом, по его словам, из ландшафтологических соображений. Установленные таким образом типы имели много общего с теми разностями тундры, которые выделялись Миддендорфом и Танфильевым. Деление тундры на высокую и низменную, предложенное Миддендорфом, принимается Андреевым целиком. В пределах этих типов автор выделяет ассоциации на основании уже флористико-физиономических соображений. Аналогичный прием систематизации ассоциаций применяет Андреев и в другой своей работе, посвященной растительности Большеземельской тундры.[5] В общем Андреев крупные таксономические единицы растительности выделяет по признакам местообитания, а собственно растительные ассоциации устанавливает уже внутри этих единиц первого порядка на основании признаков флористического порядка.

А. А. Дедов (1931)[6] выделяет в Тиманской тундре 7 типов, исходя из растительного покрова их. Практически он объединяет в тип ассоциации, в большинстве случаев характеризующиеся преобладанием определенной жизненной формы. Принцип этот соблюден Дедовым не до конца, и некоторые ассоциации объединены им в тип (морошечная тундра) в силу общего физиономического сходства.

Не вдаваясь в разбор других работ, так или иначе касающихся систематизации тундровых растительных ассоциаций, мы отметим только те основные пути, по которым разрешался этот вопрос в литературе. Первый путь—классификация тундр по условиям существования растительности (Миддендорф, Танфильев и др.); второй—по флористико-физиономическим особенностям покрова (Гульт, Тенгваль, Дю Рие и др.) и,наконец, третий, использующий при классификации как условия существования, так и флористико-физиономический принцип, но не одновременно, а раздельно: при выделении собственно ассоциаций авторы основываются на флористическком их свойстве, более же крупные единицы растительности выделяются по общности местообитаний. На этот путь, как мы показали выше, скрыто встал еще Фриз, по нему же, но без всяких оговорок, следует Андреев.

---

[1] Н. И. Кузнецов. Растительность Енисейской лесотундры. Предвар. отчет и бот. исслед. Сибири и Туркестана в 1914 г., Петроград (1916).

[2] Б. Н. Городков. Растительность Полярного Урала в верховьях реки Соби. Тр. Бот. муз. Ак. наук СССР. XIX (1926)

[3] В. Б. Сочава. Das Anadyrgebiet. Zeitschr d. Ges. für Erdkunde. № 7—8 (1930). По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. Геогр. О-ва, LXIV, 4 (1932).

[4] В. Н. Андреев. Растительность тундры Северного Канина. Оленьи пастбища Северного Края. Архангельск (1931).

[5] В. Н. Андреев. Типы тундр запада Большой земли. Тр. Бот. муз. Ак. наук XXV (1933).

[6] А. А. Дедов. Оленьи пастбища Тиманской тундры Северного края. Архангельск. (1931).

Наибольших возражений заслуживает второе из названных направлений, как основывающееся на неверном представлении, что ассоциация характеризуется лишь константами и сходной физиономией. Тундровая ассоциация, как и всякая растительная ассоциация, характеризуется как особенностями флористического состава, так и характерными для нее факторами местообитания. Особенности почв, условия увлажнения и пр. являются также свойствами растительной ассоциации и наравне с флористическим составом могут быть положены в основу их классификации. Последняя только тогда и может быть естественной, если она основана на обеих группах свойств объекта. В силу этого попытка классифицировать только на основании условий местообитания должна быть также признана неудачной как односторонняя. Нет надобности, как нам кажется, следовать и Андрееву, выделяя „типы тундр“ по одному принципу и входящие в „тип“ ассоциации—по другому.

Вопрос о том, являются ли условия существования признаком ассоциации—безусловно коренной вопрос фитоценологии, на который большинство ученых склонны дать отрицательный ответ. История развития нашей науки свидетельствует, однако, о том, что путаница, создавшаяся вокруг вопроса о классификации фитоценозов, порождается в основе представителями „флористико-физиономического“ направления, отрицающих необходимость рассматривать растительную ассоциацию как сочетание растений, приуроченное к строго определенным условиям существования, не мыслимое вне этих конкретных и специфических в каждом отдельном случае условий и характеризующееся как самими этими условиями, так и качественными и количественными показателями видового состава растительности. Отрицание условий существования, как признака ассоциации, обратило энергию исследователей на разработку статистических приемов изучения фитоценозов. Достигшая наибольших успехов и наибольшей популярности в этой области упсальская школа фитоценологов за одно десятилетие проделала путь от пышного расцвета к жестокому кризису. Последние работы руководителя этой школы Е. Г. Дю Риэ[1] свидетельствует о том, что это направление не в состоянии пойти дальше формальных и метафизических построений, отнюдь не объясняющих закономерностей в распределении растительного покрова, ограничивающихся искусственной классификацией фитоценозов и в конечном счете отрывающих геоботанику от возможности служить производственным задачам.

Наряду с этим в геоботанике, даже в самое последнее время совершенно очевидно выявлено направление, отголоски которого чувствуются и в тундроведении, склонное рассматривать растительную ассоциацию лишь как ботаническую иллюстрацию типов местообитания, выделенных на основании почвенных, геоморфологических, климатических и прочих соображений. Игнорируя тщательный анализ структуры сочетания растений, свойственных ассоциации, изучение местных особенностей биологии растений в условиях конкретного фитоценоза,—это направление допускает ошибку, по существу равноценную ошибке упсальских фитосоциологов. Оно низводит фитоценологию к ландшафтологии, парализует углубленный анализ закономерностей растительного покрова и, между прочим, оказывается несостоятельным в тех случаях, когда геоботаника призывается для разрешения ряда производственных вопросов, например, вопросов, связанных с организацией кормовой базы животноводства.

---

[1] E. G. Du Rietz: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt XI (1930). См. также рецензию на эту работу В. Н. Сукачева (Советская ботаника № 2—1933), в которой подвергается критике лишь некоторая часть слабых сторон этой работы.

Основным недостатком всех попыток классифицировать тундровые фитоценозы является игнорирование или недоучет исторического принципа. Совершенно верная мысль И. К. Пачоского, что „единственно возможная научная классификация растительных сообществ должна быть генетической, т. е. в ней должен отражаться порядок развития сообществ“ (Пачоский. Описание растительности Херсонской губернии, I, Леса, 1915, стр. XLII) не находила достаточного отклика в тундроведении.

В 1931 г. мною (Журн. русск. бот. о-ва, 16, 1, стр. 125—135) было предложено разделение тундровой растительности, исходя из истории ее развития, на три фации: гипсохтонных тундр, парагипсохтонных тундр и хтамохтонных тундр. Аналогичный принцип должен быть положен и в основу классификации растительных ассоциаций и внутри каждой из этих фаций, в том числе фации хтамохтонных тундр, к которой относятся фитоценозы низовьев р. Анабары.

Генетическая классификация фитоценозов является одновременно и единственно возможной естественной классификацией их. Противопоставлять генетическую классификацию естественной, как это делал В. Н. Сукачев (Лесное хозяйство, № 23, 1928, стр. 11—12), нет никаких оснований. Классифицировать ассоциации по их происхождению и развитию можно не иначе как по совокупности всех их признаков, свидетельствующих о сходстве или различии классифицируемых объектов в целом, что, по мнению В. Н. Сукачева, определяет сущность естественной классификации. С другой стороны, естественная классификация, рассматривающая признаки фитоценоза вне исторической перспективы, перестает тем самым быть естественной, так как у исследователя при таком подходе неизбежно утрачивается критерий для правильной оценки значения того или иного признака фитоценоза.

„Процесс эволюции растительного покрова неразрывно должен быть связан с эволюцией почвы и фитоклимата“ (Пачоский, там же, стр. XLVI). „Ассоциацию можно было бы характеризовать вполне достаточно составом и средой, подразумевая под последней весь комплекс прямодействующих факторов“ (Сукачев. Сущность типа леса, как растительной ассоциации, отд. отт., стр. 7). Поэтому в основу естественной (генетической) классификации растительных ассоциаций вообще, а тундровых в частности, должны быть положены как особенности растительного покрова, так и местообитания фитоценоза. На данном этапе мы еще не подошли вплотную за недостатком фактического материала к универсальной генетической классификации тундровых ассоциаций, но пути этой классификации, которая должна быть построена на совокупности всех свойств нашего объекта, уже наметились достаточно конкретно. Тундра — понятие геоботаническое. Это — фитоценоз, который не мыслится современным геоботаником вне связи со средой, в силу чего при объединении фитоценозов в ассоциацию особенности местообитания должны приниматься во внимание, как признаки, равноценные по своему значению особенностям растительного покрова. Только при такой постановке вопроса каждая растительная ассоциация, значащаяся в классификационной схеме, может рассматриваться „как результат минувших условий и зачаток будущих“ (Коржинский 1889).

Используя факторы местообитания наряду с особенностями растительного покрова для классификации ценозов, мы должны выделить ведущий из этих факторов и по возможности фактор прямодействующий. Чрезвычайно важно наметить такой признак местообитания, который в наибольшей степени определяет характер растительного покрова в данный момент, который находится в определенных соотношениях с остальными факторами местообитания и изменяется параллельно им. Вовсе не обязательно, чтобы один и тот же фактор местообитания являлся ведущим признаком растительной ассоциации на всем пути ее развития. Тем не менее на каждом этапе развития фитоценоза имеется фактор среды, в наибольшей степени определяющий его структуру.

Как выше выяснялось, Миддендорф в качестве основного фактора местообитания тундровой растительности выдвинул условия увлажнения. Условия же увлажнения или, вернее, отношение и приспособление растений к водному режиму были положены в основу экологической классификации растительных ценозов Вармингом. Г. И. Танфильев при разделении Тиманских тундр на разности в основе руководствовался особенностями грунта, а затем условиями залегания снегового покрова. Значение этого последнего фактора в распределении растительности на Крайнем Севере несколько раньше Танфильева выдвинул Чильман (Kihlman, 1890)[1]. По мнению Чильмана, моховая сфагновая тундра для своего существования нуждается в наличии снегового покрова зимой в значительно большей степени нежели лишайниковая тундра, но эта последняя также приурочена к местообитаниям, где снег не сдувается в зимнее время. На оголенных от снега местах развивается полигональная тундра. Основная роль снегового покрова в распределении растительных группировок в тундре, по Чильману, сводится к защите растительности от высыхания, возникающего в результате усиленного испарения под действием ветров и связанного с этим нарушения водного баланса. Вопросы зависимости растительности от условия залегания в горной тундре снегового покрова нашли отражение и дальнейшее развитие в ряде работ скандинавских геоботаников. Вестергрен[2] (1902) обращает внимание на характер растительности на месте долгого лежания снега в горах. Он разделяет места с долгим лежанием на две группы. Для первой характерен застой образующейся от таяния снегов влаги, а для второй, наоборот, избыточное проточное увлажнение снеговыми водами. Автор указывает на характер растительности, свойственный обоим группам. Более обстоятельно и разносторонне рассматривает влияние этого фактора на растительность Фриз[3]. Прежде всего он учитывает защитное влияние, которое оказывает снеговой покров растительности в Арктике и в высокогорном поясе, что отмечали еще Чильман и Танфильев; затем Фриз анализирует условия увлажнеиия, создающиеся в результате долгого лежания снега в горах, развивая в этом направлении идеи Вестергрена. В конечном итоге Фриз разделяет все ассоциации тундрового типа (die Assoziationen der Heideserie) на четыре группы в зависимости от характера покрытия их снегом. Первый тип,—разнобразные лишайниковые и моховые тундры

---

[1] O. Kihlman. Pflanzenbiologische Studien aus russisch Lappland. Act. Soc. pro Fauna et Fl. Fennica, IV, 3 (1890—92).

[2] T. Vestergren Om den olikfor riga snöbetäckningens inflytande på vegetationen i Sarjek fjällen. Botan. Notis., Lund. 1902.

[3] Th. C. E. Fries. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Upsala — Stockholm (1913).

(15 ассоциаций), коим свойственен маломощный, рано стаивающий и местами целиком сдувающийся снеговой покров. Второй тип — лишайниковые тундры с преобладанием *Cassiope tetragona, C. hypnoides* и *Juncus trifidus* (3 ассоциации), покрывающиеся мощной и долго не растаивающей снеговой толщей. Третий тип — лишайниковые тундры с *Carex rigida и C. lagopina* на месте, где снег весной долго не растаивает и, наконец, четвертый тип (ассоц. *Salix herbacea*), где снег очень долго не растаивает. Ассоциации лугового типа (Wiesenserie) Фриз делит на пять категорий в зависимости от свойственного им снегового покрова: 1) снег рано стаивает (*Geranium silvaticum-Calamagrostis purpurea*-Wiese); 2) снеговой покров очень мощный и долго не стаивающий (*Sibbaldia procumbens-Polygonun viviparum-Phegopteris alpestre*-Wiese); 3) снеговой покров относительно мощный и долго не стаивающий (*Anthoxanthum odoratum-Trisetum airoides*-Wiese); 4) снеговой покров очень долго не стаивающий (*Ranunculus frigidus* и *R. glacialis*-Wiese); 5) снег исключительно долго не стаивает (ассоц. *Phippsia algida* и *Ruthelia nivalis*). При этой классификации Фриз учитывает троякое влияние снегового покрова на растительность, вызываемое: 1) неравномерным покрытием субстрата снегом в зимнее время, 2) разновременным таянием снега весной и в начале лета и 3) увлажнением водами, образующимися от таяния снегов (стр. 202—203).

В новейших своих работах Дю Риэ также отмечает большое значение снегового покрова на распределение высокогорных растений и горно-тундровых лишайниковых ценозов. Последние разделяются автором на четыре группы по отношению своему к этому фактору: 1) снеголюбы (chionophilous), 2) полуснеголюбы (subchionophilous), 3) снегофобы (chionophobous) и 4) полуснегофобы (subchionophobous) (1930, p. 369)[1]. В небольшой статье, посвященной специально вопросу о зависимости горных лишайниковых тундр от снегового покрова и действия ветров (1931)[2], Дю Риэ видоизменяет свою прежнюю схему горных лишайниковых тундр южной Норвегии в соответствии с позднейшими воззрениями его на таксономические единицы в фитоценологии и распределяет горные лишайниковые ценозы по вышеуказанным группам. В ассоциации Дю Риэ включает ценозы с преобладанием определенного рода или вида лишайника, а иногда несколько видов, объединяемых им в одну группу. Таких ассоциаций автор усматривает четыре: 1) ассоц. *Alectoria ochroleuca-Cetraria nivalis*-Cesiolichen относится к снегофобам; 2) ассоц. *Cladonia* относится к полуснегофобам; 3) ассоц. *Stereocaulon paschale* — полуснеголюб; 4) ассоц. *Cetraria islandica* и *C. Delisei* — снеголюб. В пределах своих ассоциаций Дю Риэ устанавливает консоциации (*Cladonia alpestris*-consoc., *Alectoria ochroleuca*-consoc. и пр.), уточняя их отношения к снеговому покрову. В общем, позднейшие исследования в этой области, в том числе и вышеуказанные работы Дю Риэ, касающегося, главным образом, формальной стороны вопроса, не поколебали основных положений Фриза, которые, в сущности, сводятся к тому, что в большинстве случаев характер залегания снегового покрова и связанные с ним сроки и интенсивность таяния снегов влияют на растительный покров путем изменения условий увлажнения. Несомненно, что снеговой покров влияет на растительность и другим путем, но увлажнение является основным прямодействующим фактором, зависящим от условий залегания и таяния снегового покрова в тундре.

---

[1] G. E. Du Rietz. The fundamental units of Biological Taxonomy. Svensk. Bot. Tidskr., 243 (1930).

[2] G. E. Du Rietz. Studier over vinddriften pa snöfalt i de skandinaviska fjällen. Botan. Notiser (1931).

Различные авторы указывали на влияние механического состава почв на характер растительного покрова тундры (тундры на песках, супесях, глинах и пр.) Особое значение этому фактору придал Самбук, давший, основываясь на нем, схему к классификации тундр Малоземельского района. Однако, механический состав почвы является наиболее типичным косвеннодействующим фактором, влияние которого на растительность тундры определяется теми изменениями, которые он вносит в условия увлажения.

При специфичном тундровом почвообразовании богатство почвы питательными солями также в значительной степени связано с условиями увлажения субстрата. Связь между этими двумя факторами имеется всюду, но в тундре она выражена особенно резко, поэтому нет надобности при классификации тундровых ассоциаций, как это сделал Ю. Д. Цинзерлинг при размещении тундровых ценозов по эдафическим макроциклам, выдвигать на первое место богатство почвы, приравнивая его по значению к условиям увлажнения.

На растительность тундры большое влияние оказывает пастьба оленей. В последнее время собран большой материал по влиянию выпаса на облик тундровых формаций (Самбук, Андреев и др.). Значение этого фактора некоторыми авторами безусловно переоценивается. Примером такой переоценки может служить утверждение Самбука, что „пастьба—такой же важный фактор, как и эдафические условия, а в некоторых случаях еще важнее“ (стр. 13).[1] Определяя ведущий фактор в распределении тундровой растительности, необходимо учитывать то обстоятельство, что вековая пастьба оленей в тундре изменяет прежде всего условия существования растительности, в большинстве случаев те же эдафические условия, изменения которых и обусловливают перемены в растительности. В силу этого неверна установка Самбука, приравнивающего значение выпаса к значению почвенно-грунтовых условий. Если отбросить механические повреждения растительности, которые происходят на наших глазах и при изучении которых не трудно установить первоначальный облик ассоциации, то все остальные сколько-нибудь значительные изменения в фитоценозах, возникшие в результате пастьбы, происходят параллельно с изменениями эдафических условий, изменениями, обусловленными той же пастьбой. В силу этого выделять влияние выпаса, как совершенно обособленный фактор, и наших условиях не приходится.

Итак, увлажение можно признать основным и в большинстве случаев ведущим признаком местообитания тундровой ассоциации или, во всяком случае, параллельным ведущему фактору местообитания. В тундровой зоне можно выделить несколько ступеней увлажения, приуроченных: I) к хорошо дренированным грунтам, II) дренированным, III) слабо дренированным, IV) хорошо дренированным, сильно увлаженным, V) очень плохо дренированным сильно увлаженным.

Как упоминалось выше, классификация ассоциаций не может быть основана исключительно на признаках местообитания, в равной мере должны быть приняты за основу классификации и особенности растительного покрова, причем оба эти момента не должны противопоставляться друг другу, как это практикует в своих последних работах

---

[1] Ф. В. Самбук. Методика маршрутных исследований тундровых пастбищ. Тр. Полярн. ком. ак. наук СССР, 6 (1931).

Дю Риэ, а должны рассматриваться, как две стороны одного и того же объекта. Из числа фитоценологических свойств ценоза предпочтение приходится отдавать преобладанию определенной жизненной формы в пределах соции (socion), определяющей структуру ассоциации.

В тундровой флоре намечается восемь жизненных форм: 1/ арктические кустарнички, 2/ арктические кустарники, 3/ напочвенные лишайники, 4/ мезофитные зеленые мхи, 5/ сфагновые мхи, 6/ травянистые кочкообразователи, 7/ травянистые гидрофиты, 8/ травянистые мезофиты. Число жизненных форм тундровой флоры могло бы быть и увеличено, но за счет растений, не играющих в тундре сколько-нибудь значительной формационной роли, в силу чего мы ограничиваем свое внимание лишь на этих восьми жизненных формах.

Фитоценологическая структура тундровой растительности такова, что в каждой отдельно взятой соции наблюдается резкое преобладание одной из вышеназванных жизненных форм. В силу этого при отнесении растительной ассоциации к группе, характеризующейся преобладающей ролью той или иной жизненной формы, затруднение может встретиться лишь в том отношении, что необходимо предварительно решить, какая из соций данной ассициации определяет ее фитоценологическую структуру.

На практике предпочтение в таких случаях приходится отдавать соции, оказывающейся наиболее сильным эдификатором данной ассоциации, или, если в случае открытых ассоциаций эдификационная роль соций вообще выражена слабо, наиболее показательной составной части фитоценоза, наиболее определяющей его физиономию.

Имея в виду установленные выше жизненные формы тундровой флоры, можно выделить на равнинных пространствах тундровой зоны восемь групп растительных ассоциаций по преобладанию соответствующей жизненной формы в ведущей соции фитоценоза:

1) Арктокустарничковая группа
2) Лишайниковая группа
3) Мохово-мезофитная группа
4) Сфагновая группа
5) Травяно-гидрофитная группа
6) Травяно-мезофитная „
7) Травяно-кочкарная „
8) Кустарниковая „

Для удобства изложения в нижеследующем мы произведем объединение некоторых из этих групп, а именно, группу с преобладанием сфагновых мхов и травянистых гидрофитов будем рассматривать совместно как тундрово-болотные ассоциации. Эти группы в большинстве районов тундровой зоны пространственно выражены в достаточной мере, хотя некоторые из них и не представляют собой специфичных тундровых формаций.

Если расположить тундровые растительные ассоциации по ведущему признаку местообитания — условиям увлажнения в горизонтальные, а по фитологическому признаку в вертикальные ряды, то обнаружится, что между этими признаками имеется зависимость, а именно: 1) большинство ассоциаций на очень плохо дренированных и сильно заболоченных грунтах будет относиться к тундрово-болотной группе; 2) ассоциации на хорошо дренированных и сильно увлажненных местах — к группе травянистых мезофитов и 3) ассоциации на хорошо и очень хорошо дренированных местообитаниях — к лишайниковой и аркто-кустарниковой группам. Лишь в отношении ассоциаций на слабо дренированных грунтах эта закономерность будет выражена слабо, поскольку в соответствующих местообитаниях встречаются фитоценозы, относящиеся к разным группам, хотя большая часть их относится к кустарниковой и травяно-кочковатой группам.

Несмотря на это последнее обстоятельство, упомянутые восемь групп можно сохранить как наиболее крупные объединения тундровых растительных ассоциаций, отражающие как флористико-физиономические особенности их, так и основные свойства местообитания.

На рис. 1 представлена схема фитоценологических групп тундровых растительных ассоциаций. В эту схему не включена кустарниковая группа. Ее пришлось исключить в виду своеобразной позиции, которую занимают кустарниковые ассоциации в тундровой зоне. Часть ассоциаций этой группы совершенно не относится к тундровым фитоценозам (поемные ивняки), остальные же (группировки ерников и тундровых ив) в значительной мере являются географически замещающими в отношении ассоциаций северной тундры, которые имелись в виду в нашей схеме и которые господствуют в нижней части бассейна р. Анабары. В более южных районах тундровой зоны ценозы кустарниковой тундры встречаются в разных условиях увлажнения, в силу чего в схеме они могли найти место лишь в том случае, если бы схема отражала зональность, которая в ней, однако, не учитывается. Что же касается ассоциации *Betula exilis* Анабарского района, описываемых ниже, то их место в нашей схеме между сфагновой и травяно-кочкарной группами.

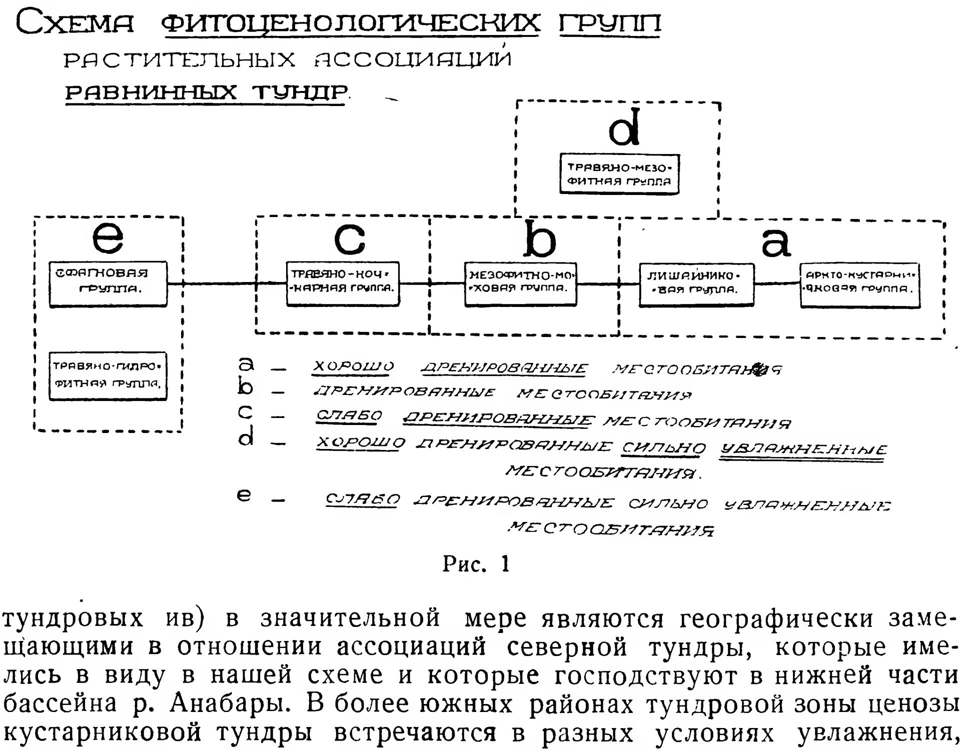


Схема фитоценологических групп растительных ассоциаций равнинных тундр
d
травяно-мезофитная группа
e
сфагновая группа.
травяно-гидрофитная группа.
c
травяно-кочкарная группа.
b
мезофитно-моховая группа.
a
лишайниковая группа.
аркто-кустарничковая группа.
a — хорошо дренированные местообитания
b — дренированные местообитания
c — слабо дренированные местообитания
d — хорошо дренированные сильно увлажненные местообитания.
e — слабо дренированные сильно увлажненные местообитания

Рис. 1

Практически наши группы очень близки к „сериям“ и „фациям“ Нильсона — Фриза, хотя эти авторы подошли другим путем к созданию своей системы. Безусловное соответствие имеется между вышеперечисленными „группами“ и эдафическими макроциклами Ю. Д. Цинзерлинга, несмотря на то, что наши группы по идее должны представлять основные подразделения тундровой растительности, в то время когда макроциклы Ю. Д. Цинзерлинга фиксируют зависимость растительности лишь от почвенно-эдафических условий и противопоставляются им микроклиматическим макроциклам ассоциаций. В силу этого, в отличие от эдафических макроциклов, наши группы являются фитоценологическими единицами тундровой растительности, общая характеристика которых слагается из характеристик, входящих в каждую группу ассоциаций признаков, в том числе и признаков местообитания.

Если, таким образом, между фитоценологическими группами и основными эдафическими макроциклами (стр. 272 и 273) Ю. Д. Цинзерлинга существует, хотя и не тождество, но приблизительное соответствие, то этого нельзя сказать в отношении схемы эдафических макроциклов Мурманской тундры того же автора (стр. 276). Это объясняется тем, что во второй схеме Ю. Д. Цинзерлинга фигурируют более дробные объединения, которым автор также присваивает название макроцикл, несмотря на то, что какой-нибудь Salicetum uliginosum второй схемы является лишь составной частью группы Fruticosa в первой схеме. Заслуживает внимания размещение этих, условно назовем их „мезоциклов“, тундровых ассоциаций во второй схеме Ю. Д. Цинзерлинга. Центральной точкой в своей схеме автор считает чернично-вороничную тундру, широко-распространенную на Мурмане и очень мало характерную для тундровой зоны в целом. Ни чернично-вороничная тундра, ни целиком вся группа Hylocomiosa не занимают центрального положения в фитоценологической схеме растительных ассоциаций в тундровой зоне за исключением Мурмана. Они не играют такой центральной роли хотя бы в силу того, что по почвенно-грунтовым и климатическим условиям тундровой зоны группа Hylocomiosa в целом пользуется сравнительно небольшим распространением, так как условия среды, ее определяющие, мало характерны для тундры, а поскольку условия существования растительности являются признаками ассоциации, то нельзя в центральную часть системы тундровой растительности ставить группу ассоциаций, признаки которой для тундры мало свойственны. В конечном счете тундровая схема Ю. Д. Цинзерлинга наглядно иллюстрирует лишь зависимость соответствующих растительных группировок с.-в. части Мурманского округа от почвенно-грунтовых условий, но не в состоянии играть в применении к тундре той общеклассификационной роли, на которую могут претендовать его основные эдафические макроциклы (Cladinosa, Fruticosa и пр.)

В пределах каждой из фитоценологических групп растительные ассоциации распределяются в системы по различным для каждой группы признакам местообитания, ассоциации, являющиеся ведущими в определенной группе. По одному фактору местообитания систематизировать все тундровые растительные ассоциации немыслимо, так как в некоторых группах, например, кустарниковых ассоциаций на дренированных и хорошо дренированных грунтах, структура растительного покрова определяется в основе факторами, связанными с микроклиматом, в то время, когда в группе моховых ассоциаций на слабо дренированных местообитаниях определяющим моментом оказываются почвенно-грунтовые условия, степень заболачивания и пр.

Недостаточная изученность растительности Анабарской тундры не позволяет дать исчерпывающую систему ассоциаций внутри групп, в силу чего мы ниже ограничиваемся описанием их и отнесением к сборной ассоциации и лишь в некоторых случаях намечаем пути для такой классификации.

I. Арктокустарничковая группа

Входящие в эту группу ассоциации относятся к числу, так называемых, открытых ассоциаций. Руководящим растением в большинстве ассоциаций этой группы является *Dryas punctata*. Кустарничковые ценозы покрывают примитивные почвы наиболее повышенных точек рельефа Анабарской тундры, открытые действию ветров, наиболее подверженные морозному выветриванию и наиболее физически и физиологически сухие местообитания. Наряду с этими наиболее типичными для группы местообитаниями, кустарничковые ценозы, особенно *Dryas punctata*, встречаются по надпойменным терассам, на торфянистых грунтах, среди низинной тундры и в др. местообитаниях. Широкая экологическая амплитуда ассоциаций Dryadetum является характерной и своеобразной чертой растительности нижней части бассейна Анабары.

Diapensidryadetum dicranosum anabarense (Дриадовая тундра с дикранами и *Diapensia lapponica*). — Распространена на вершинах и по верхним частям склонов невысоких песчаных холмов, в местах, открытых в течение всего года для действия ветров. Песчаные и супесчаные группы перемешаны с кусками мезозойского песчаника, вскипающего от HCl. Мерзлота на глубине 75—85 *см*. Почвенный разрез наглаз не поддается расчленению на горизонты. Моховый покров ничтожной мощности и не покрывает участка сплошь, оставляя значительные проплешины обнаженного грунта („пятнистые тундры“).[1] Преобладает *Dicranum fuscescens* (сор. $_{1-2}$). Встречается *Cetraria cucullata*, *Polytrichum commune* (sp.); *P. hyperboreum*, *Cetraria nivalis*, *Sphaerophorus globosus*, *Thamnolia vermicularis* (sol). В травяно-кустарничковом ярусе выделяется по распространению *Diapensia lapponica* и *Dryas punctata* (сор.$_1$) Кроме того, встречаются: *Salix cuneata*, *Poa arctica*, *Vaccinium vitis idaea*, *Betula exilis*, *Cassiope tetragona*, *Artemisia trifurcata* (sp.), *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis Holmii*, *Arctagrostis latifolia*, *Aisine macrocarpa* (sol.). В местах, где сконцентрирована эта ассоциация, производится довольно интенсивный выпас оленей. С этим, очень возможно, связано преобладание *Dicranum fuscescens* над другими споровыми в напочвенном покрове, а в некоторых случаях преобладание *Diapensia* над *Dryas* и незначительное распространение лишайников. В связи с описанием кустарничковых тундр, в которых особенно обычны пятна минерального грунта, следует упомянуть о встречающихся на вершинах плоских холмов участках, представляющих совершенно незаселенные растительностью обнажения грунта. На этих участках арктической пустыни, круглый год лишенных снегового покрова и подвергающихся энергичному воздействию ветровой и морозной корразии, встречаются отдельные экземпляры: *Sieversia glacialis*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *Pedicularis lanata* и немн. др.

Cretacidryadetum caricosum rupestris anabarense. (Дриадовая тундра с *Carex rupestris* на известковистых грунтах).—Приурочена к вершинам и верхним частям невысоких сопок. Мерзлота залегает глубже 1 *м*. Подпочва (горизонт C) серовато-желтый песок, продукт разрушения мезозойского песчаника, слегка вскипающий от HCl. Горизонт A_0 корешковой, мощностью около 2 *см*. Ниже идет темная перегнойная толща, чем ниже, тем более минерализованная, но не торфянистая в полном смысле этого слова. На участках этой ассоциации широко распространены проплешины, совершенно лишенные растительности. Ассоциация представляет типичный пример так называемых пятнистых тундр. Пятна с поверхности вскипают от HCl, между тем как в горизонте A_0 в нижележащей толще вскипание не обнаружено. На поверхности пятен всегда присутствуют обломки горной породы — песчаника, бурно вскипающего от HCl. Напочвенный покров маломощный и даже вне пятен не покрывает больше 60% поверхности. В него входят: *Cetraria cucullata, C. nivalis* (cop.$_1$); *Dicranum elongatum, Ditrichum flexicaule, Thamnolia vermicularis* (sp.); *Cetraria islandica, Hypnum Schreberi, H. Bambergeri, Rhytidium rugosum, Aulacomnium turgidum, Polytrichum commune, Hylocomium proliferum, Alectoria ochroleuca, A. nitidula, Tortella fragilis, Lophozia Binsteadi, Dicranoweisia serrata* (sol.). Травяно-кустарничковый ярус между пятнами образует дерен. Преобладают в нем *Dryas punctata, Carex rupestris* (cop.$_2$) Кроме того встречаются: *Pedicularis Oederi, Carex melanocarpa, Cassiope tetragona* (sp.); *Tofieldia coccinea, Polygonum viviparum, Saussurea Ledebourii, Saxifraga oppositifolia, Papaver radicatum, Braya purpurascens, Alsine macrocarpa, Trisetum subspicatum, Artemisia arctica, Carex incurva, Carex misandra, Rhododendron fragrans, Saxifraga oppositifolia, Arctagrostis latifolia, Deschampsia borealis, Alsine rubella* (sol.).

---

[1] Мхи определены О. Ф. Газе в отделе споровых растений Ботанического института Академии наук СССР.

В подзоне лишайниковой тундры участки этой ассоциации встречались неоднократно, мало отличаясь друг от друга по составу растительности и другим признакам. Оба преобладающих растения, *Dryas punctata* и *Carex rupestris*, являются, очевидно, наиболее приспособленными к известковым грунтам представителями анабарской флоры. Это последнее свойство местообитания, наряду с достаточной дренированностью и отсутствием заболачивания, представляет наибольшие возможности для развития „арктической степи“, о существовании которой на континентальном Крайнем Якутском Севере догадывались некоторые авторы. Однако, эти предложения не подтвердились, и в соответствующих местах констатирована группировка типичных арктических растений. Что касается вскипания на поверхности лишенных растительности пятен грунта, то таковое, равно как и во всех других случаях, приходится поставить в прямую связь с содержанием извести в материнской породе.

При всем постоянстве флористического состава этой ассоциации, приходится все же наблюдать некоторые небольшие закономерные изменения в нем. Так, например, *Rhododendron fragrans* встречается в этой ассоциации лишь в западной части Анабарской тундры (до 118° в. д.), при этом крайние западные месторождения этого растения как-раз приурочены к этой ассоциации, что, очевидно, также связано с известковистостью ее грунтов.

Saxatilidryadetum alectoriosum anabarense (Дриадовая тундра с *Alectoria ochroleuca* на каменистых грунтах).—В арктической подзоне занимает плоские вершины каменистых сопок. Каменистая, достаточно выветрившаяся поверхность песчаника на 40% покрыта растительностью. В напочвенном покрове, распространенном пятнами, присутствуют: *Bryopogon divergens* (cop.$_2$): *Alectoria ochroleuca* (cop.$_1$); *Sphaerophorus globosus, Cetraria cucullata, C. nivalis, Alectoria nitidula* (sol.). Почвы не сформированные и представляют собой супесь, перемешанную с обильными обломками песчаника, вскипающего от HCl. В разнообразном по составу травяно-кустарниковом покрове преобладает *Dryas punctata* (cop.$_2$), а также *Diapensia lapponica, Cassiope tetragona* (cop.$_1$). Из других встречаются: *Sieversia glacialis, Poa arctica, Festuca brevifolia, Luzula confusa, Alsine macrophylla* (sp.); *Cerastium Beringianum, Carex inferalpina, Pedicularis lanata, Artemisia* *norvegica*, *Saussurea Ledebourii*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. bronchialis*, *S. flagellaris*, *S. cernua*, *S. nivalis, Papaver radicatum*, *Draba pilosa*, *D. lactea*, *Hierochloe alpina*, *Polygonum viviparum*, *P. ellipticum*, *Parrya nudicaulis*, *Potentilla emarginata*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Lychnis apetala*, *Stellaria Edwardsii*, *Androsace triflora*, *Draba Adamsii*, *Primula stricta jacutensis*, *Arctagrostis latifolia* (sol.). Эта ассоциация носит комплексный характер. Лишайники преобладают на небольших участках, включенных в виде пятен в общий покров кустарничковой растительности. Таким образом, лишайники не образуют в этой ассоциации покрова, на котором развивается *Dryas*, *Diapensia* и др., почему группировка не может быть отнесена в разряд лишайниковых тундр. Из числа всех ассоциаций Анабарской равнинной тундры вышеописанная, будучи приручена к наиболее повышенным и открытым местам, развивается на грунтах с наибольшей примесью каменистого материала.

Saxatilicassiopetum cetrariosum anabarense (Кассиоповая тундра с *Cetraria cucullata* на каменистых грунтах). — Встречается в арктической подзоне в нижней части каменистых склонов на мягких осадочных породах мезозойского возраста. Почвенный покров отсутствует, и растительность развивается на щебнистом рухляке, чуть прикрытом местами мелкоземом. В общем растительность покрывает до 80% поверхности. В мохово-лишайниковом ярусе присутствуют: *Cetraria cucullata* (cop.$_1$); *Ptilidium ciliare*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria Delisei* (cop.$_1$-sp.); *Cladonia silvatica*, *Rhacomytrium hypnoides*; *Sphaerophorus globosus*. *Rhytidium rugosum*, *Dicranum elongatum*, *D. glaciale* (sp.), *Stereocaulon paschale*, *Cetraria nivalis*, *C. chrysantha*, *Alectoria ochroleuca*, *Alectoria nitidula*, *Dufourea arctica*, *Cladonia rangiferina*, *C coccifera*, *C. alpestris*, *C. amaurocraea*, *Peltigera aphthosa*, *Polytrichum piliferum*, *Hypnum Schreberi*, *Solorina crocea*, *Pohlia nutans*, *Sphenolobus minutus*, *Cynodontium Wahlenbergii*, *Kiaeria glacialis*. В травяно-кустарничковом ярусе, кроме преобладающей *Cassiope tetragona* (cop.$_{1-2}$), встречаются: *Diapensia lapponica*, *Dryas punctata*, *Sieversia glacialis*, *Luzula arctica*, *Salix nummularia*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga bronchialis*, *S. flagellaris* (sp.); *S. punctata*, *Alsine macrocarpa*, *Papaver radicatum*, *Draba Adamsii*, *Nardosmia saxatilis*, *Carex inferalpina*, *Salix arctica*, *Pedicularis lanata*, *Chrysosplenium tetrandrum* (sol.). Участки этой ассоциации в незначительной степени, но повсеместно эксплоатируется как пастбища, что обусловливает количественное сокращение лишайников.

Hypnodryadetum paludosum anabarense (Заболоченная дриадовая тундра со мхами из сем. *Hypnaceae*). — Занимает гряды среди низинных осочников, образованные, однако, не торфом, а минеральным грунтом. Высота гряды над низиной 50—100 *см*, ширина ее обычно около 10 *м*. Мерзлота на глубине 35—40 *см*. — Почва—торфянисто-глеевый суглинок. Горизонт A$_0$ — 3-4 *см* мощностью, корешково-торфянистый. Горизонт A до 10 *см*, темно-бурый, G — сизо-голубоватый суглинок с глеевыми примазками. Наружные признаки оглеения особенно резко выражены у границы с мерзлотой. Напочвенный покров почти сплошной, но особой мощности не достигает: *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium proliferum* (cop.$_1$); *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum flexicaule*, *Stereocaulon paschale*, *Thamnolia vermicularis* (sp.); *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Dufourea arctica*, *Philonotis caespitosa* (sol.). Травяно-кустарничковый ярус имеет следующий состав: *Dryas punctata*, *Carex stans* (cop.); *Arctagrostis latifolia*, *Astragalus umbellatus*, *Equisetum arvense*, *Polygonum viviparum*, *Salix reptans*, *S.*

reticulata (sp.); *Trisetum subspicatum*, *Saxifraga hirculus*, *Poa arctica*, *Senecio resedaefelius*, *Cassiope tetragona*, *Hedysarum obscurum*, *Luzula confusa*, *Eritrichium villosum*, *Juncus trifidus*, *Lagotis Stelleri*, *Draba lactea*, *Delphinium Middendorffii*, *Papaver radicatum*, *Pedicularis capitata*, *Tofieldia coccinea*, *Stellaria Edwardsii*, *Koeleria asiatica* (sol.).

Hypnodryadetum montanum anabarense (Нагорная дриадовая тундра со мхами из сем. *Hypnaceae*). — Констатирована в арктической подзоне на плоских вершинах и горных террасах на высоте 150—200 *м* н. у. м. Приурочена к влажным и суглинистым грунтам с мерзлотой на глубине до 50 *см*. Горизонт A_0—2—4 *см*, торфянистый из плохо разложившихся остатков мхов и высших растений; гор. A_1—до 5 *см* мощности, темносеро-желтоватый. Горизонт G—сизый суглинок. Напочвенный покров не сплошь покрывает почву, оставляя пятна, лишенные растительности („пятнистая тундра“). Состав его следующий: *Hylocomium proliferum* (cop.$_{2-1}$), *Aulacomnium turgidum*, *Rhytidium rugosum* (cop.$_1$—sp.); *Ptilidium ciliare*, *Hypnum Schreberi*, *Dicranum elongatum sphagnii* (sp.); *Ditrichum flexicaule*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera polydactyla* (sol.). В разнообразном кустарничково-травянистом покрове встречаются *Dryas punctata* (cop.$_2$); *Salix cuneata* (cop.$_1$); *Carex inferalpina*, *Astragalus umbellatus*, *Artemisia norvegica*, *Luzula confusa* (sp.); *Saxifraga bronchialis*, *S. punctata*, *S. hirculus*, *S. cernua*, *S. flagellaris*, *S. oppositifolia*, *Lychnis apetala*, *Papaver radicatum*, *Lagotis Stelleri*, *Alsine macrocarpa*, *A. rubella*, *Sieversia glacialis*, *Artemisia borealis*, *Deschampsia arctica*, *Androsace triflora*, *Parrya nudicaulis*, *Festuca brevifolia*, *Koeleria asiatica*, *Senecio resedifolius*, *Draba subcapitata*, *Cerastium Bjalanitzkii*, *Eritrichium villosum*, *Saussurea Ledebourii*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum viviparum*, *Astragalus nigrescens*, *Pedicularis Oederi*, *Cardamine bellidifolia*, *Chrysosplenium tetrandrum* (sol.).

Hypnodryadetum caricosum anabarense [Осоково (*Carex inferalpina*) - дриадовая тундра со мхами из сем. *Hypnaceae*]. — Встречается на склонах среди равнинной тундры. Приурочена к суглинистым грунтам со слабыми признаками оглеения. Горизонт A_0—от 5 до 10 *см* мощности, торфянистый; гор. A_1—8-15 *см*—сероватожелтый суглинок; гор. A_{II} —6-7 *см* — более светлосерый, гор. B—10-15 *см* мощности, грязносерый с чуть голубоватым отливом. Мерзлота на глубине 40—50 *см*. Растительный покров сплошной, пятнообразование отсутствует. В напочвенном покрове встречаются: *Rhytidium rugosum* (cop.$_{2-1}$), *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum sphagni*, *Hylocomium proliferum*, *Cetraria cucullata* (cop.$_1$—sp.); *Sphenolobus minutus*, *Polytrichum alpinum*, *Tetraplodon bryoides*, *T. paradoxus*, *Ditrichum flexicaule*, *Dicranum spadiceum*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia silvatica*, *C. uncialis*, *C. coccifera*, *Alectoria nitidula*, *Peltigera aphthosa* (sol.). В состав травяно-кустарничкового яруса входят: *Dryas punctata* (cop.$_2$); *Carex inferalpina*, *Salix pulchra* (cop.$_1$); *Cassiope tetragona*, *Poa arctica*, *Alsine macrocarpa*, *Eriophorum vaginatum* (sp.); *Hierochloe alpina*, *Polygonum viviparum*, *Pedicularis capitata*, *P. verticillata*, *Luzula confusa*, *Artemisia norvegica*, *Primula stricta jacutensis*, *Astragalus umbellatus*, *Polygonum ellipticum*, *P. viviparum*, *Diapensia lapponica*, *Calamagrostis borealis*, *Salix cuneata*, *Vaccinium vitis idaea*, *Koeleria asiatica*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *Arctagrostis latifolia*, *Festuca supina*, *Valeriana capitata*, *Parrya nudicaulis*, *Delphinium Middendorffii*, *Potentilla stipularis*, *Lloydia serotina*, *Papaver radicatum*, *Artemisia borealis*, *Nardosmia* *saxatilis*, *Saussurea Ledebourii*, *Cerastium Bjalanitzkii*, *Vaccinium uliginosum* (sol.).

Riparidryadetum rhytidiosum anabarense. (Береговая дриадовая тундра с *Rhytidium rugosum*).—Занимает повышенные точки верхнего уровня первой террасы обычно среди низинных осочников. Приурочена к аллювиальным пескам в арктической подзоне. Мерзлота, а в ряде случаев почвенный лед залегают на глубине 75 *см*. Горизонт А — 12-16 *см* — темный окрашенный гумусом песок; гор. В до 20 *см* — сероватый с коричневыми прослойками; гор. С — влажный сизоголубой песок. В напочвенном покрове преобладает *Rhytidium rugosum* (cop. $_1$.) Встречаются *Ditrichum flexicaule* (cop. $_1$ - sp.); *Aulacomnium turgidum*, *Thamnolia vermicularis* (sp.); *Drepanocladus uncinatus*, *Camptothecium trichoides*, *Dufourea arctica* (sol.). В травяно-кустарничковом ярусе, в общей сложности дающем до 60% покрытия, за исключением *Dryas punctata* (cop. $_{2-3}$), все виды имеют незначительное распространение: *Poa arctica*, *Deschampsia arctica*, *Astragalus umbellatus*, *Polygonum viviparum* (sp.); *Saussurea Ledebourii*, *Senecio resedaefolius*, *Papaver radicatum*, *Parrya nudicaulis*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis Oederi*, *Luzula confusa*, *Armeria sibirica*, *Salix reptans*, *Equisetum arvense*, *Artemisia norvegica* (sol.).

Dryadicassiopetum aulacomniosum anabarense (Кассиоповая тундра с дриадой и *Aulacomnium turgidum*). — Распространена по краю надпойменных террас в низовых р. Анабары, подстилаемых песком с очень слабым признаком оглеения. Мерзлота на глубине около 60 *см*. Напочвенный покров маломощный, но почти сплошной. Состав его следующий: *Aulacomnium turgidum* (cop. $_1$); *Polytrichum commune*, *Dicranum fuscescens*, *Rhythidium rugosum*, *Thamnolia vermicularis* (sp.-sol.); *Cetraria cucullata*, *Dufourea arctica*, *Stereocaulon paschale* (sol.). В травяно-кустарничковый ярус входят: *Cassiope tetragona* (cop$_2$); *Dryas punctata* (cop.$_1$ - sp.); *Carex inferalpina*, *C. rupestris*, *Arctagrastis latifolia*, *Diapensia lapponica*, *Artemisia norvegica*, *A. trifurcata*, *Saussurea Ledebourii*, *Luzula confusa*, *Salix reptans*, *Festuca supina*, *Parrya nudicaulis*, *Alsine macrocarpa*, *Ledum decumbens*, *Oxytropis sordida*, *Astragalus arcticus*, *Polygonum viviparum* (sol).

Riparidryadetum vacciniosum uliginosae anabarense (Береговая дриадовая тундра с голубицей).—Распространена довольно широко на повышенных участках первой речной террасы. Приурочена к несформировавшимся аллювиальным песчаным грунтам. Мхи и лишайники встречаются единично: *Cetraria cucullata*, *Alectoria ochroleuca*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *Rhacomytrium hypnoides*, *Polytrichum piliferum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hypnum Schreberi*, *Dufourea arctica*. Состав травянисто-кустарничковой растительности следующий: *Dryas punctata* (cop.$_2$); *Vaccinium uliginosum* (cop.$_1$); *Cassiope tetragona*, *Empetrum nigrum* (cop.-sp.); *Diapensia lapponica*, *Pedicularis capitata*, *Polygonum viviparum*, *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Hedysarum obscurum*, *Salix rotundifolia* (sp.); *Artemisia trifurcata*, *Polygonum Pawlowskianum*, *Festuca brevifolia*, *Alsine macrocarpa*, *Oxytropis nigrescens*, *Arctagrostis latifolia*, *Betula exilis*, *Parrya nudicaulis*, *Poa arctica*, *Armeria sibirica*, *Stellaria Edwardsii*, *Saussurea Ledebourii*, *Koeleria asiatica*, *Festuca rubra*, *Lagotis Stelleri* (sol.).

Turfosicassiopetum dicranosum anabarense. (Кассиоповая тундра с дикранами на торфянистых грунтах).—Встречается в арктической подзоне при основании склонов, на месте, где скопляются снега. Щебнистый рухляк залегает почти всегда не дальше, чем на глубине 20 *см* от поверхности, причем верхние 6—10 *см* представляют почти неразложившиеся остатки дикранов и печеночников, под которым находится лежащий на щебне темноокрашенный влажный суглинок. В напочвенном покрове преобладают *Dicranum elongatum* и *Dicranum congestum* (сор. $_{1-2}$), плотные дерновины которых пронизаны *Blepharostoma trichophyllum*. Из других в покрове встречаются: *Cetraria Delisei*, *Dicranum spadiceum* (sp.); *Rhacomytrium hypnoides*, *Hypnum Schreberi*, *Cladonia silvatica*, *Dufourea arctica*, *Cladonia rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *Stereocaulon paschale*, *Polytrichum piliferum*, *Sphaerophorus globosus*, *Solorina crocea*, *Cladonia amaurocraea Cladonia gracilis*, *Aulacomnium turgidum*, *Peltigera aphthosa*, *Sphenolobus minutus*. *Tetraplodon bryoides*, *Cephalozia* sp. Микрорельеф мелкобугристый,

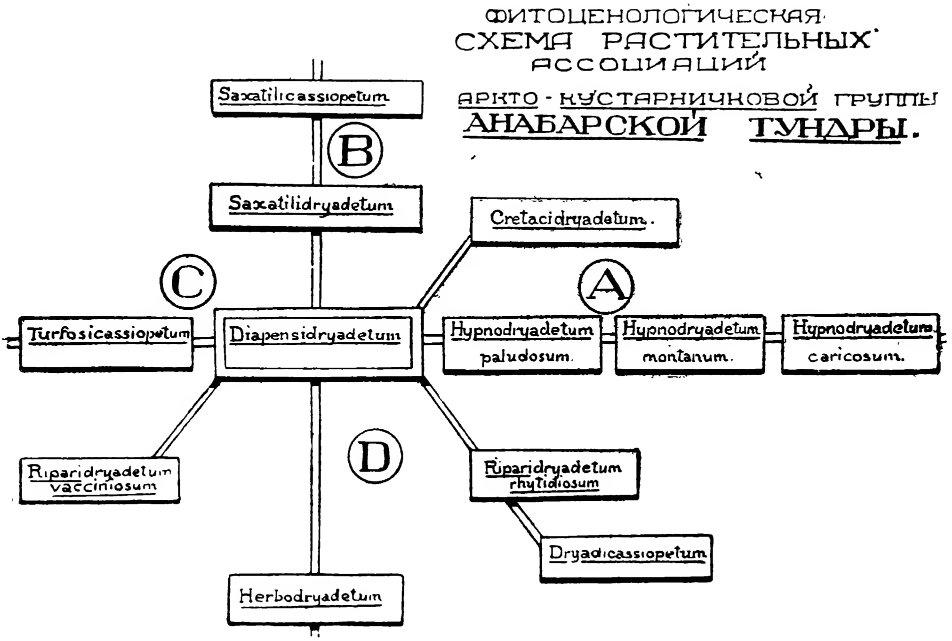


Рис. 2

что обусловлено „микрорельефом“ каменистой подпочвы. Лишайники концентрируются на вершине бугорков. В травяно-кустарниковом покрове резко преобладает *Cassiope tetragona* (сор.$_2$); растут также *Carex inferalpina*, *Sieversia glacialis*, *Luzula confusa*, *Vaccinium vitis idaea* (sp.); *Nardosmia saxatilis*, *Stellaria peduncularis*, *Salix reptans*, *Draba Adamsii*, *Parrya nudicaulis*, *Calamagrostis borealis*, *Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*, *Papaver radicatum*, *Lagotis Stelleri* (sol.).

Вышеописанные кустарничковые ассоциации, выявленные в течение непродолжительного периода работ в Анабарской тундре, не в состоянии полностью отразить типологический состав этой группы, а тем самым наметить в деталях изменения в растительности в зависимости от условий ее существования. Тем не менее основные закономерности в этом отношении намечаются. Наиболее характерным типом этой группы (рис. 2) являются ассоциации, приуроченные к хорошо дренированным грунтам с маломощным снеговым покровом в зимнее время, лишенные сколько-нибудь значительного мохового и лишайникового покрова и в которых физиономическая роль кустарничков наиболее резко выражена. Из числа описанных выше ассоциаций к этому типу относится Diapensidryadetum, хотя в нашем частном случае эта ассоциация не достаточно полно отражает тип. От этой центральной ассоциации совершенно очевидно намечается ряд (А), по которому происходит увеличение влажности грунта в связи с несколько худшей дренированностью местообитания и изменением механического состава почв в направлении смены песчаных и супесчаных грунтов суглинистыми. В пределах этого ряда в той или иной степени выражен процесс оглеения почв, равно как и заболачивания. Растительный покров со значительным участием гипновых мхов приобретает большую сомкнутость. Крайние члены этого ряда представляют довольно резко выраженный переход к ассоциациям моховой группы.

В другом направлении происходит изменение растительности в условиях достаточного дренажа, не худшего чем в центральном типе, и одновременно в условиях лучшей защиты от ветровой корразии и морозного выветривания (ряд В). Изменения в условиях существования по этому ряду приводят к смене кустарничковых тундр ассоциациями лишайникового ряда. В условиях Анабарской тундры в пределах этого ряда на характер растительности оказывает влияние побочный фактор — каменистость грунта. В связи с каменистостью наблюдается смена преобладающего растения из числа кустарничков: первое место по степени распространения занимает не *Dryas punctata*, а *Cassiope tetragona*. С другой стороны, здесь, в условиях лучшей защиты от арктических корразий увеличивается количество лишайников, в частности *Alectoria ochroleuca*, ассоциации которой занимают центральное место в лишайниковой группе. В стороне от этого ряда стоит ассоциация, обязанная своим существованием обильному содержанию извести в поверхностных слоях почвы — Cretacidryadetum. Ряд С идет в направлении торфонакопления, но при наличии достаточного дренажа. Торфонакопление связано с длительным лежанием снегового покрова, неравномерным его стаиванием и пр. К этому ряду относится описанная выше ассоциация Turfosicassiopetum. Несколько особняком стоят ассоциации *Dryas* по краю надпойменных террас и на повышенных точках речных долин. Эти ассоциации, объединенные в Riparidryadetum, представляют последнюю стадию зарастания берегового песчаного аллювия. Они в свою очередь не отличаются устойчивостью и скоро уступают место различным разностям заболоченной тундры, а в ряде случаев тундровым болотам. Ассоциация Riparidryadetum rhytidiosum по характеру растительности примыкает к ряду гипновых кустарничковых ценозов, но в отличие от последних имеет другую историю. Ряд „D“ ведет к своеобразным ассоциациям дриады, описанным для Скандинавии под названием *Dryas*-Wiese и *Dryas*-Schneebodengesellschaften (Tengwall, loc. cit. p. 363—364, 396—397). На Анабаре они как и всюду приурочены к крутым склонам и местам долгого лежания снега. Подробно изучить их не удалось. Обследованные участки этой ассоциации (Herbodryadetum) подстилались суглинистыми слабо-оглеенными почвами, периодически довольно значительно увлажняемыми при достаточном дренаже. Кроме *Dryas punctata* в этих ценозах встречались *Astragalus arcticus, Astragalus umbellatus*, *Cerastium Beringianum*, *Salix glauca*, *Polygonum viviparum*, *Draba subcapitata*, *Senecio resedaefolius*, *Saussurea Ledebourii*, *Papaver radicatum* и ряд других растений. Отнесение этих формаций к разряду Herbosa до некоторой степени условно, равно как условно и местонахождение их в Wiesenserie Нильсона-Фриза. Тем не менее появление подобных ассоциаций связано с изменением почвенно-грунтовых условий в направлении, как раз свойственном для Wiesenserien: периодически избыточное увлажнение при отсутствии заболачивания и при одновременном обогащении почвы по сравнению с другими местообитаниями формации Dryadetum.

Более обстоятельное фитоценологическое обследование района позволит значительно уточнить намеченную выше схему, а главное, увеличить число ассоциаций этой группы, в силу чего изменения в растительности в различных рядах выступят с большими подробностями и большей наглядностью. Дальнейшее накопление материала должно, конечно, изменить и принципиальную сторону намеченной схемы.

II. Лишайниковая группа

Ассоциации этой группы пользуются широким распространением в Анабарской тундре; наряду с этим группа отличается однообразием типологического состава. Особенно широко распространены группировки с *Alectoria ochroleuca*, меньшую площадь занимают ценозы с *Cetraria cucullata* и относительно редко встречаются и к тому на небольших площадях тундры с клядониями. Судя по имеющимся данным, в низовьях Анабары и Хатанги лишайниковые тундры по сравнению с другими частями тундровой зоны играют небольшую роль. Столь широкое распространение их с одной стороны обусловлено континентальностью климата и особенностью грунтов, а с другой стороны сравнительно умеренным влиянием на растительный покров оленьего выпаса, под влиянием которого значительно сократилась площадь лишайниковых формаций в Ненецком национальном округе и др. районах тундры. Что касается влияния грунтовых условий, то таковое проявляется в силу широкого распространения песков и известковистости пород, подстилающих Анабарскую тундру, в результате которой даже при небольшом дренаже создаются условия, неблагоприятствующие развитию моховых тундр. Более обильное распространение лишайников в покрове тундр, подстилаемых известь содержащими породами, наблюдалось нами также в центральной части Чукотского округа. Будучи широко распространены на Анабаре, лишайниковые формации избегают тем не менее самых северных частей Анабарской тундры: в полосе, прилегающей к побережью моря Лаптевых, в подзоне арктических тундр, они пользуются небольшим распространением, равно как невелика там роль лишайников и в других формациях.

Arenarialectorietum purum anabarense (Алекториевая тундра на песках).—Распространена широко по междуречным песчаным увалам и сложенным песками террасам. Горизонт A_0 очень маломощный (1-2 *см*) и неясновыраженный, гор. А—3-4 *см* светложелтый с белесоватыми присыпками. Дальше идет желтый, местами даже красноватый песок. Мощность сплошного алекториевого покрова 6—10 *см*. Состав его такой: *Alectoria ochroleuca* (cop_{2-3}); *Bryopogon divergens* (cop.); *Alectoria nitidula*, *Polytrichum commune* (sp.), *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *Cladonia silvatica*, *C. coccifera*, *Dufourea arctica* (sol.). Травянистые растения и кустарнички и общей сложности покрывают не более 5% площади; состав их следующий: *Luzula confusa*, *Polygonum Pawlowskianum*, *Diapensia lapponica*, *Vaccinium vitis idaea*, *Ledum decumbens*, *Saxifraga comosa*, *Eriophorum vaginatum* (sol.).

Если на участке этой ассоциации сдернуть сплошной покров из *Alectoria ochroleuca*, то лишь на половине площади обнажится плохо разложившийся лишайниковый торф. Остальная же часть поверхности покрыта моховой и отчасти травяно-лишайниковой растительностью, по внешнему виду не обнаруживающей признаков угнетения покрывающим ее сплошным покровом *Alectoria*. Этот погребенный ярус состоит из *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum* и единично вкрапленных в их дерновины печеночных мхов. Из высших растений единично встречается *Luzula arctica*, *Cassiope tetragona*, *Saxifraga comosa* и, наконец, наиболее распространенная, покрывающая местами до 15% площади *Diapensia lapponica*. Этот кустарничек с совершенно свежими зелеными листьями очень часто бывает совершенно скрыт под алекториевым покровом, и при поверхностном осмотре участка его обнаружить не удается. На примере Анабарской Arenarialectorietum мы сталкиваемся со своеобразным проявлением ярусности в тундровых фитоценозах, свидетельствующем о том, что структура тундрового ценоза значительно сложнее, чем иногда предполагают.

Arenarialectorietum saxosum anabarense (Алекториевая тундра на песчано-каменистых грунтах).—Встречается на склонах и по надпойменным террасам на песчаных грунтах, перемешанных с каменистым материалом (обломками песчаника). Напочвенный покров занимает не более 70% поверхности, остальное приходится на лишенные растительности обнажения минерального грунта. Состав моховолишайникового покрова следующий: *Alectoria ochroleuca* (cop.$_2$); *Bryopogon divergens* (cop.$_{2-1}$); *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Polytrichum commune* (sp.); *Dicranum fuscescens*, *Dufourea arctica*, *Cladonia coccifera*, *C. silvatica*, *Sphaerophorus globosus*, *Peltigera aphthosa*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium proliferum*, *Rhytidium rugosum*, *Rhacomytrium hypnoides*, *Stereocaulon paschale*, *Sphenolobus minutus* (sol.). Травяно-кустарничковый ярус при относительном флористическом разнообразии дает в общем итоге не более 15—20% покрытия. В него входят: *Carex inferalpina* (cop.$_1$); *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, *Diapensia lapponica*, *Luzula confusa*, *Betula exilis* (sp.); *Hierochloe alpina*, *Saxifraga cernua*, *Pedicularis Oederi*, *Artemisia norvegica*, *Alsine arctica*, *A. macrocarpa*, *Poa arctica*, *Vaccinium vitis idaea*, *V. uliginosum*, *Papaver radicatum*, *Draba glacialis*, *Parrya nudicaulis*, *Polygonum viviparum*, *Saussurea Ledebourii*, *Sieversia glacialis*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Saxifraga hieracifolia* (sol.).

В этой и предыдущей ассоциациях в почвенном покрове очень широко распространен *Bryopogon divergens*. В большинстве случаев он имеет не диффузное распространение по участку, а растет пятнами. В некоторых случаях на вершине песчаных холмов, где в почве имеется значительная примесь рухляка-песчаника, эти пятна с *Bryopogon divergens* занимают площади в 200—300 *м*^{2} и возможно, что могли бы трактоваться как ценозы ассоциации, независимой от обеих вышеописанных. Однако, материалом для выделения этой ассоциации мы не обладаем.

Arenariicladinetum alectoriosum anabarense (Клядониевая тундра на песчаных грунтах).—Встречается на пологих склонах, террасах и плато, сложенных песками. Горизонт A_1—от 2 до 8 *см*, темный; пропитанный гумусом песок. Горизонт A_2—не сплошной, представлен по большей части в виде пятен чуть белесого песчаного грунта. Горизонт B—до 12 *см* мощностью—яркожелтый песок. Горизонт C—красноватожелтый песок со ржавыми разводами. Мерзлота на глубине 50—60 *см*. Напочвенный покров сплошной, представляющий собой чередование пятен с преобладением в одних случаях клядоний, в других алекторий. При суммарной оценке обилия состав его следующий: *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. silvatica* (cop. $_2$); *Alectoria* *ochroleuca* (cop.₁); *A. nitidula, Bryopogon divergens, Cetraria cucullata, C. nivalis, C. islandica, Rhacomytrium hypnoides, Dicranum angustum, D. elongatum, Polytrichum commune* (sp.); *Cladonia amaurocraea, C. gracilis, C. coccifera, Cetraria Delisei, C. chrysantha, Sphaerophorus globosus, Rhacomytrium hypnoides, Aulacomnium turgidum, Dicranum spadiceum, D. fuscescens, Sphagnum compactum, Hypnum crista castrensis, Ptilidium ciliare, Sphenolobus minutus, Cynodontuim Wahlenbergii, Blepharostoma trichophyllum, Pohlia nutans, Cephalozia ficuspidata, Polytrichum strictum, Dufourea arctica, Pogonatum urnigerum* (sol.). На травяно-кустарничковом ярусе сколько-нибудь резко преобладающих видов нет: *Betula exilis, Salix pulchra, Eriophorum vaginatum, Carex inferalpina, Vaccinium vitis idaea, Carex stans, Cassiope tetragona* (sp.); *Vaccinium uliginosum, Saxifraga comosa, Ledum decumbens, Carex algida, Luzula confusa, Diapensia lapponica, Calamagrostis borealis, Carex rotundata, Hierochloe alpina, Arctagrostis latifolia* (sol.). Эта единственная, констатированная на Анабаре ассоциация с господством клядоний встречается небольшими участками, включенными в общий фон Alectorietum. В большинстве случаев клядониевые пятна бывают значительно повреждены пастьбой.

Arenarialectorietum paludosum anabarense (Заболоченная алекториевая тундра на песках). — Встречается в понижениях, подстилаемых песками, по большей части среди озер, в которые стекает избыток почвенной влаги. Торфянистый горизонт около 5 *см* мощностью. Гор. А—8—15 *см*, светложелтый песок с беловатыми примазками и даже разводами. Гор. В — желтый песок со ржавыми пятнами. Мерзлота на глубине 50 *см*. Яма быстро наполняется водой, так как участок очень незначительно возвышается над уровнем окружающих озер. Состав напочвенного покрова: *Alectoria ochroleuca* (cop$_{2-3}$); *Cetraria cucullata, Alectoria nitidula, Dicranum congestum* (sp.); *Cladonia silvatica, Polytrichum strictum, P. juniperinum, Cetraria nivalis, C. chrysantha, Sphagnum compactum, Dufourea arctica, Lophozia Bünstaedi, Thamnolia vermicularis, Sphenolobus minutus* (sol.). В травянисто-кустарниковом ярусе встречаются: *Eriophorum vaginatum* (cop₁) *Ledum decumbens, Betula exilis, Salix pulchra, Carex stans* (sp.); *Vaccinium uliginosum, Cassiope tetragona, Luzula confusa* (sol.). Ассоциация мало характерна для района и представляет наиболее заболоченную разность Alectorietum. При условии усиления заболачивания ассоциация переходит в заболоченный кочкарник.

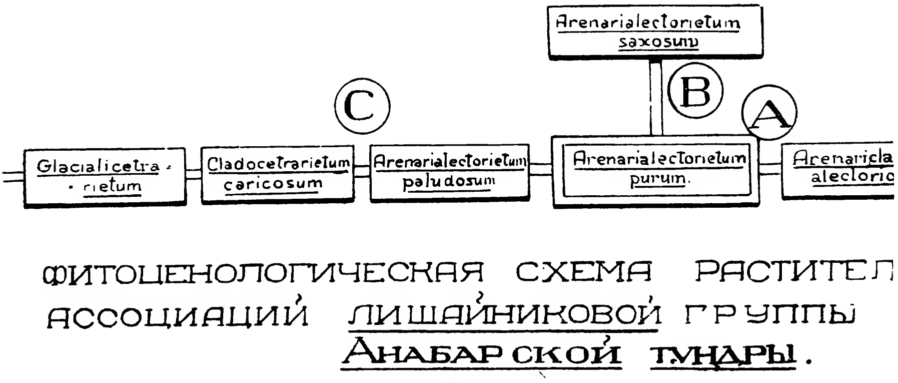
Cladocetrarietum caricosum anabarense, которой заболоченные местообитания мало свойственны. (Цетрариевая тундра с кладониями и *Carex stans*). — Распространена на ровных, несколько повышенных участках, подстилаемых песками среди низинных болот. Песчаные грунты под этой ассоциацией характеризуются, во-первых, наличием маломощного торфянистого слоя в верхней части почвенного разреза, а во-вторых, в той или иной степени наружно выраженными процессами оглеения. В сплошном напочвенном покрове 5—7 *см* мощностью наиболее распространены: *Cetraria cucullata* (cop.₂); *Cladonia rangiferina* (cop.₁). *Alectoria ochroleuca, Dicranum elongatum, D. angustum* (cop. ₁—sp.). Кроме того встречаются: *Cladonia silvatica, Alectoria nitidula, Cetraria islandica, Aulacomnium turgidum* (sp.); *Dufourea arctica, Peltigera aphthosa, Cladonia gracilis, Polytrichum commune* (sol.). Состав травяно-кустарничкого яруса следующий: *Carex stans* (cop.₂); *Salix reptans* (sp.); *Betula exilis, Eriophorum vaginatum, Calamagrostis borealis, Vaccinium vitis idaea, Ledum decum-*

bens, *Cassiopē tetragona* (sol.). Среди этой ассоциации часто попадаются мочажины, где застаивается влага. В мочажинах господствуют та же *Carex stans*, но в мохово-лишайниковом покрове решающее значение начинают играть мхи: *Sphagnum compactum*, *Dicranum angustum*, а также *Lophozia Binsteadi*, *Sphenolobus minutus*, *Blepharostoma trichophyllum*. Пышно развивающаяся в этой ассоциации *Cetraria cucullata* явно вытесняет кладонии. Большая часть *Cladonia rangiferina* несет здесь явные следы отмирания на участках, не подвергающихся выпасу, где исключена возможность воздействия посторонних причин.

Glacialicetrarietum paludosum anabarense (заболоченная цетрариевая тундра, подстилаемая каменным льдом). — Широко распространенная ассоциация в центральной части Анабарской депрессии, занимающая междуречные пространства в бассейне иолей. По сравнению с господствующими в тех же местах низинными осочниками Glacialicetrarietum занимает более повышенные и в силу этого несколько более дренированные места, тем не менее она развивается на влажных торфянисто-глеевых суглинках и глинах. Под мощным покровом цетрарии залегает торфяный слой 4—6 *см* толщины. Под ним темносерый, также торфянистый горизонт, пронизанный корнями, мощностью 2—6 *см*. Дальше идет вязкая сизая глина с ржавыми и светло серыми примазками. На глубине 35—45 *см* каменный лед. В напочвенном покрове преобладает мощно развитая *Cetraria cucullata* (cop.$_{2-3}$); на одном квадратном метре вес *Cetraria cucullata* достигает 1 *кг*. Кроме того встречаются: *Cetraria nivalis*, *Cladonia rangiferina*, *C. silvatica*, *Ptilidium ciliare*, *Polytrichum strictum*, *Dicranum spadiceum*, *D. elongatum*, *D. angustum*, *Aulacomnium turgidum* (sp.); *Dicranum congestum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *Sphagnum Warnstorfii*, *Sph. lenense*, *Sph. compactum*, *Hylocomium proliferum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryopogon divergens*, *Peltigera aphthosa*, *Lophozia Binsteadi*, *L. quadrifolia*, *Sphenolobus minutus*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Cladonia gracilis*, *Dufourea arctica*. Травяно-кустарничковый ярус дает незначительное покрытие и отличается более бедным флористическим составом: *Betula exilis*, *Eriophorum vaginatum* (cop.$_1$-sp.); *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Carex stans* (sp.); *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis borealis*, *Luzula confusa*, *Stellaria Edwardsii*, *Saxifraga punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea* (sol.). Поверхность участка обычно в небольшой степени кочковатая. Кочки покрыты дикранами или образованы *Eriophorum vaginatum* и *Carex stans*, последняя в этих условиях имеет укороченные корневища и по форме роста напоминает *Carex caespitosa*.

Значительные пространства покрыты этой ассоциацией на междуречье Хатыган-Иоли с Ханагас-Иолей. Если с вершины холма смотреть на это междуречье, то совершенно ясно видно, что заболоченные цетрариевые тундры занимают вершины выпуклин, края которых иногда покрыты сфагновыми торфяничками. Отсюда напрашивается вывод, что цетрариевый покров развился на обычном торфянике по мере его роста. Но обследование этих ассоциаций показывает, что цетрариевый покров находится на собственном торфе, подстилаемом влажной глиной или суглинком.

Как видно из описаний, лишайниковые ценозы приурочены к самым разнообразным почвенно-грунтовым условиям от сухих бесплодных песков на вершине холмов с глубоким залеганием вечной мерзлоты до тяжелых глин, недалеко от поверхности подстилаемых почвенным льдом. Наиболее распространенной и типичной ассоциацией этой группы является Arenarialectorietum purum. Встречаясь на склонах и в плакорных местообитаниях на сухих песках со слабыми признаками оподзоливания, эта ассоциация характеризуется резким преобладанием пышно развивающейся *Alectoria*, пресекающей развитие других видов. От этого типа, принятого нами за центральный, очень слабо намечается ряд А (см. рис. 3), долженствующий вести через клядониевые формации к моховым тундрам, не встречающим на Анабаре благоприятных условий для развития и в силу этого почти не образующих переходов с лишайниковыми тундрами. В этом ряду стоит Arenaricladinetum alectoriosum. Точно также недостаточно выражен и ряд В, связанный с увеличением каменистости грунта и примыкающий к ряду В кустарничковой группы. Легко выветривающийся песчаник не может представить благоприятного материала для сколько-нибудь широкого распространения каменисто-лишайниковых тундр. В силу всех этих причин ряды А и В нашей схемы на Анабаре выражены


Arenarialectorietum saxosum
B
C
A
Glacialicetra-rietum
Cladocetrarietum caricosum
Arenarialectorietum paludosum
Arenarialectorietum purum
Arenaricla alectoric

ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ СХЕМА РАСТИТЕЛ
АССОЦИАЦИЙ ЛИШАЙНИКОВОЙ ГРУППЫ
АНАБАРСКОЙ ТУНДРЫ.

Рис. 3

много слабее, чем в других частях тундровой зоны. Третий ряд в направлении заболачивания (С) характеризуется сменой алектории *Cetraria cucullata*. Крайняя ассоциация этого ряда Glacialicetrarietum представляет своеобразное явление: лишайниковую группировку на заболоченно-глеевой, глинистой почве, хотя и имеющей торфянистый горизонт, но отнюдь не являющейся торфяником, поросшим лишайниками. Эта ассоциация непосредственно связана переходами с представителями мохово-болотного ряда — Glacialiptilidietum; в ряду же лишайниковых заболоченных тундр она стоит несколько особняком, благодаря специфичности почвы, подстилаемой каменным льдом. Последний обслуживает плывучесть грунта и направляет быструю эволюцию ассоциации. На территориях, подстилаемых льдом, обычны провалы и образования озерец, кроме того, в результате медленного таяния льда с поверхности происходит опускание грунта, изменение в условиях увлажнения и постепенная смена Glacialicetrarietum, равно как и Glacialiptilidietum низинными осочниками. Подобного рода процессы, хотя и слабее выраженные, имеют место и в лишайниковых тундрах, подстилаемых песком; среди них также обычны западинки с пересыщенными влагою низинными осочниками и западины со сфагновым покровом.

Остается невыясненной причина незначительного распространения видов *Cladonia* и их ценозов на ряду с широким распространением Alectorietum и Cetrarietum. Связать этот факт с потравою клядоний оленями целиком во всяком случае нельзя. Присутствие же *Cladonia* в алекториевых ассоциациях связано с увеличением влажности почвы и появлением признаков заболачивания, которые не трудно обнаружить в ассоциации Arenaricladinetum alectoriosum. В алекториевых тундрах, где встречается *Cladonia* рассеянно или в виде пятен, особенно обычны заболоченные низины с *Carex rotundata* и почти всегда встречаются отдельные куртины сфагнов. На почвенном разрезе явно выступают ржавые разводы, а песчаная материнская порода в большинстве случаев бывает окрашена в буроватые тона. Из всего сказанного о лишайниковых ценозах следует, что в условиях Анабарской тундры перевес получают ассоциации, отнесенные Дю Риэ к хинофобам или полухинофобам. Однако, у нас снеговому покрову не приходится придавать того значения в распределении растительности, которое констатировано в горных тундрах Скандинавии. Влияние этого фактора на Анабаре в основе проявляется путем изменения условий увлажнения.

III Моховая группа.

В ассоциациях этой группы господствуют зеленые мхи, хотя почти всегда на заболоченных, но тем не менее на минеральных грунтах. Торфянистый горизонт, когда он присутствует, маломощен. Особенность грунта и преобладание в большинстве случаев мхов из семейства *Hypnaceae* является наиболее наглядным признаком, отличающим моховые тундры от олиготрофных и мезотрофных болот тундровой зоны. Значительно сложнее бывает ограничить моховую группу от кустарниковой, так как кустарники: *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *S. reptans* и нек. др. виды, господствующие в ассоциациях кустарниковой группы, почти всегда присутствуют в моховых ценозах, в силу чего многие группировки носят переходный характер между этими двумя группами. По сравнению с широко распространенными в тундре болотными формациями моховые тундры находят себе приют в условиях значительно большего дренажа, в условиях, исключающих сколько-нибудь значительное торфонакопление. Вместе с тем они явно избегают места физически и физиологически сухие, где получают простор кустарничковые и лишайниковые формации. Широкое распространение в Анабарской тундре песков и щелочность грунтов значительно сужают возможность существования моховых тундр, которые и представлены немногими ассоциациями; из них сколько-нибудь ощутимую роль в ландшафте играет лишь сборная ассоциация Cariciaulacomnietum. Малочисленность ассоциаций этой группы по сравнению с существующими описаниями тундр других районов объясняется помимо всего прочего и тем, что ассоциации с моховым покровом и кустарниками (гл. образом *Dryas*) мы отнесли в кустарничковую группу. В физиономическом отношении многие из этих ассоциаций безусловно сходны с моховыми тундрами, но с фитоценологической точки зрения отнесение их к кустарничковым формациям правильно, так как при классификации ассоциаций наряду с растительными признаками необходимо учитывать и условия среды, а характер увлажнения и почвообразования в ассоциациях дриады резко разнится от таковых в моховых тундрах в нашем понимании.

Cariciaulacomnietum salicosum pulchrae anabarense. (Аулякомниевая тундра с *Carex inferalpina* и тундровым тальничком).— Встречается в арктической подзоне по надпойменным террасам и плоским вершинам сопок. Приурочен в равной мере как к супесчаным, так и к суглинистым грунтам. Мерзлота на глубине до 40 *см*. Верхний горизонт (A_0) от 2 до 6 *см* мощностью—торфянистый или корешковый, подстилается он сероватожелтоватым суглинком или темно окрашенной супесью с едва заметными на глаз глеевыми примазками. Напочвенный покров сплошной или почти сплошной. Преобладает в нем *Aulacomnium turgidum* (cop.2–3); на некоторых участках обильно представлены *Hylocomium proliferum* и *Rhytidium rugosum* (cop. 2–1). Кроме того, в мохово-лишайниковом покрове присутствуют: *Ptilidium ciliare, Polytrichum alpinum, P. commune, P. strictum, Dicranum elongatum, D. angustum, Aulacomnium palustre. Camptothecium trichoides, Distichium montanum, Chrysohypnum montanum, Calliergon sarmentosum, Cal. giganteum, Drepanocladus revolvens, D. uncinatus, Peltigera polydactyla, P. aphthosa, Cladonia amaurocraea, C. gracilis, C. uncialis, Thamnolia vermicularis, Sphaerophorus globosus, Cetraria cucullata, C. Delisei, Dufourea arctica, Sphenolobus globosus* (sol.). В травяно-кустарничковом покрове преобладает *Carex inferalpina* (cop. 3–2), на некоторых участках дающая 70% покрытия. Характерны для ассоциации *Salix pulchra, Salix reptans* (cop. 1); из числа второстепенных по распространению встречаются: *Dryas punctata, Calamagrostis borealis, Eriophorum vaginatum, Astragalus umbellatus, Luzula confusa* (sp.); *Saxifraga punctata, S. cernua, S. hirculus, Polygonum viviparum, P. ellipticum, Arctagrostis latifolia, Equisetum variegatum, Claytonia arctica, Pedicularis lapponica, Cardamine tenuiflora, Papaver radicatum, Lagotis Stelleri, Valeriana capitata, Myosotis alpestris, Diapensia lapponica, Poa arctica, Alsine macrocarpa, A. arctica, Stellaria Edwardsii, Cassiope tetragona, Crepis chrysantha, Eritrichium villosum, Salix reticulata, Astragalus arcticus, Senecio resedaefolius, Poa arctica* (sol.).

Cariciaulacomnietum dicranosum anabarense (Аулякомниевая тундра с *Carex inferalpina* и дикранами).—Констатирована по надпойменным террасам в низовьях Анабары. Ассоциация представлена участками почти правильной квадратной формы, окаймленными узкими, типа канав, полосами, занятыми низинными осочниками с *Carex rotundata*. Торфянистый горизонт маломощный и сложенный хорошо разложившимся и перемешанным с мелкоземом торфом. Подстилается он суглинком желтоватой окраски и чуть сизоватыми прожилками. Подпочва — песок. Мерзлота на глубине 35—40 *см*. В напочвенном покрове характерен *Aulacomnium turgidum* (cop. 1). Кроме того, присутствуют: *Polytrichum commune, Cetraria cucullata* (sp.); *Ptilidium ciliare, Cladonia gracilis, C. silvatica, Dufourea arctica, Alectoria ochroleuca, Pohlia nutans, Sphenolobus minutus, Scoparia paludosa, Mnium subglobosum, Drepanocladus fluitans, Blepharostoma trichophyllum, Lophozia ventricosa, Sphagnum Ångtsroemii, Sph. fimbriatum* (sol.). Состав травяно-кустарничкового яруса: *Carex inferalpina* (cop. 3–2); *Salix pulchra, Betula exilis, Ledum decumbens, Vaccinium vitis idaea* (sp.); *Cassiope tetragona, Hierochloe alpina, Luzula confusa, L. Wahlenbergii, Calamagrostis borealis, Salix arctica, Eriophorum vaginatum* (sol.). В результате выпаса оленей количество лишайничков уменьшено по сравнению с исходным состоянием ассоциации. С выпасом же очевидно связано преобладание в напочвенном покрове *Dicranum elongatum*.

Riparirhytidietum caricosum anabarense (Береговая ритидиевая тундра с *Carex inferalpina*).—Распространена на небольших площадях на абсолютно ровных участках на первой речной террасе. Развивается вдали от русла на песчаном аллювии, в некоторых случаях подстилаемом галечником. Не заливается никогда, мерзлота на глубине до 40 *см*. Моховой покров сплошной: *Rhytidium rugosum* (cop.3) *Hypnum Schreberi* (sp.); *Hylocomium proliferum, Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum, Peltigera aphthosa* (sol.). Травянисто-кустарничковый покров также не отличается разнообразием: *Carex stans* (cop.$_{2-3}$); *Salix glauca, Comarum palustre* (sp.); *Saxifraga hirculus, Luzula confusa, Pedicularis lanata, Hierochloe pauciflora, Calamagrostis Holmii* (sol.). Ассоциация, видимо, возникает на месте осоковых мочажин, довольно обычных на песчаном аллювии в речных долинах. Большинство этих мочажин бывает совершенно лишено мохового покрова. После того как заполняющая их вода получает сток, на обнажившемся песчаном грунте развивается *Rhytidium* и др. виды мхов, состав же высших растений при этом меняется очень незначительно.

Glacialiptilidietum microfruticosum anabarense (Птилидиевая тундра, подстилаемая каменным льдом). — Встречается как на абсолютно ровных площадях, так и на очень пологих склонах на торфяно-глеевых почвах, по большей части в непосредственном соседстве с Glacialicetrarietum. Мощность мохового покрова около 6 *см*, под ним залегает такой же мощности торфянистый слой, подстилаемый вязкой сизо-голубоватой глиной со ржавыми примазками. Каменный лед залегает на глубине около 35 *см*. Грунт пересыщен влагою, и почвенная яма немедленно заплывает глинистой массой. В сплошном напочвенном покрове преобладает *Ptilidium ciliare* (cop.$_2$). Из других встречаются: *Dicranum spadiceum, Drepanocladus uncinatus, Hylocomium proliferum* (sp.); *Aulacomnium turgidum, Cetraria cucullata, Sphagnum lenense, Sphagnum contortum, Polytrichum alpinum septentrionale, Sphenolobus minutus, Blepharostoma trichophyllum, Dufourea arctica, Peltigera aphthosa, Cladonia coccifera, Lophozia quadrifolia, Camptothecium trichoides.* В травяно-кустарничковом ярусе выделяются по распространению распластанные и прижатые к земле *Salix pulchra* и *Betula exilis* (cop.$_{1-2}$); кроме того встречаются *Carex stans, Poa arctica, Vaccinium uliginosum* (sp.) *Arctagrostis latifolia, Polygonum viviparum, Dryas punctata, Luzula confusa, Lagotis Stelleri, Pedicularis sudetica, Stellaria Edwardsii, Calamagrostis borealis.* Микрорельеф участков этой ассоциации волнистый. Повышения покрыты подушками *Ptilidium ciliare.* Ассоциация имеет непосредственную связь с Glacialicetrarietum, встречаясь с ней в непосредственном соседстве. В обоих случаях выделяются по распространению *Betula exilis* и ряд общих растений. Безусловно сходны и торфяно-глеевые почвы под обоими ассоциациями, не говоря уже об общей материнской породе — каменном льде.

Из четырех описанных ассоциаций три приурочены к своеобразным и в конечном счете мало характерным для тундры местообитаниям: береговому аллювию (Rhytidietum), краю надпойменных террас (Aulacomnietum dicranosum), глинам, подстилаемым ископаемым льдом (Ptilidietum). Что же касается наиболее распространенной (и то не во всей тундре, а лишь арктической подзоне) — Aulacomnietum salicosum pulchrae, то таковая носит характер нагорного (парагипсохтонного) фитоценоза. Она и распространена довольно широко в с.-з. углу района близ устья Оленека в области наиболее значительных горных поднятий. Моховые тундры в принятом понимании наибольшего разнообразия достигают в горах западной Евразии, например, на Полярном Урале и в Скандинавии и наряду с этим очень слабо представлены на крайнем северо-востоке. На Анадырском хребте и в горах бассейна Пенжины они встречаются на очень небольших площадях и то в виде особой разности мохово-приручьевых тундр. Уменьшение роли мохового покрова с запада на восток проявляется не только в равнинно-тундровых и горных условиях, оно имеет место и в лесной зоне: характерные в Европейской части СССР леса-зеленомошники в Сибири и на Дальнем Востоке распространены незначительно.

IV. Кустарниковая группа

Ассоциации кустарников, главным образом *Salix pulchra* и *Betula exilis*, наиболее широко распространены в южных частях тундровой зоны в подзоне кустарниковых тундр и в лесотундре. Фитоценологическое описание этих подзон за недостатком материала здесь упускается. В арктической же подзоне кустарниковые тундры отсутствуют, а в лишайниковой их ценозы встречаются вкрапленно на небольших площадях, тяготея к самой южной ее части. На всей этой территории встречаются, правда, береговые тальники, но они не относятся к собственно тундровым формациям, и их приходится рассматривать особо, хотя и с отнесением к кустарниковой группе. Тундровые кустарники представлены исключительно ценозами *Betula exilis*; тундровые ивняки, столь характерные для южных частей тундры, в лишайниковой подзоне не констатированы. В общем, кустарниковые ценозы, как тундровые, так и поемные, распространены незначительно, и описываемые ниже ассоциации их не могут сколько-нибудь полно характеризовать эту группу, тем более, что некоторые из описываемых ассоциаций представляют переход от ценозов с кустарником (в частности с *Betula exilis*) других групп к собственно кустарниковым тундрам.

а) Тундровые кустарники

Turfosimicrobetuletum aulacomniosum (Ерник с покровом из *Aulacomnium turgidum* на торфянистых грунтах). — Изредка встречающаяся ассоциация ерника в подзоне лишайниковых тундр. Приурочена к очень пологим скатам ко дну ложбин и озерных западин. Развивается на торфяных грунтах, подстилаемых песком — продуктом разрушения коренной породы — песчаника. Мощность торфянистого горизонта в среднем около 30 *см*, причем в нижней части горизонта торф хорошо разложившийся и перемешанный с минеральными частицами. Мерзлота на глубине 40—50 *см*. Избытка влаги в грунтах не наблюдается. В напочвенном покрове с преобладанием *Aulacomnium turgidum* (cop.$_{1-2}$) встречаются: *Hylocomium proliferum, Hypnum Schreberi, Polytrichum strictum, Cetraria Delisei, Cetraria cucullata, Dicranum spadiceum, Sphagnum Warnstorfii* (sp.).; *Sph. teres, Sph. Girgensohnii, Ptilidium ciliare, Cetraria nivalis, Dufouraea arctica, Lophozia quinquedentata, Drepanocladus uncinatus, Cynodontium Wahlenbergii, Scoparia paludicola, Sphenolobus minutus, Sph. exsectiformis* (sol.). Сфагны и последние из перечисленных видов мхов приурочены к понижениям микрорельефа, где скопляется вода. Помимо небольших западин мочажинного типа, на участках ассоциации встречаются мелкие моховые кочки и небольшие торфянистые выпуклины. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Betula exilis* (cop.$_{2-3}$), достигающая 40 *см* высоты. Остальной состав яруса: *Salix pulchra, Ledum decumbens* (cop.$_1$ - sp.); *Rubus chamaemorus, Arctagrostis latifolia, Vaccinium uliginosum, V. vitis idaea, Calamagrostis Holmii* (sp.); *Cassiope tetragona, Hierochloë alpina, Carex stans, C. algida, Pedicularis euphrasioides, Stellaria Edwardsii, Saxifraga comosa, Polygonum viviparum, Eriophorum angustifolium, Cardamine bellidifolia* (sol.).

Turfosimicrobetuletum dicranosum anabarense. (Ерник с покровом из дикранов на торфянистых грунтах). — Приурочена к торфяным буграм и торфяным грядам среди низинных осочников. Мощность торфянистого слоя около 50 *см.* Очень характерна для невысоких торфянистых гряд, разделяющих низинные осочники на участки квадратной и многоугольной формы (так называемые „полигональные болота"). В моховолишайником ярусе преобладают *Dicranum elongatum* и *D. congestum* (сор.$_1$), выделяется по распространению *Cetraria cucullata* (сор.$_1$-sp.). Из других видов присутствуют: *Polytrichum strictum* (sp.); *P. alpinum*, *Sphagnum Warnstorfii*, *Sphenolobus minutus*, *Dufourea arctica*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Cladonia gracilis* (sol.); *Betula exilis* (сор.$_{1-2}$) выделяется как по распространению, так и по высоте по сравнению с прочими кустарниками и травянистыми растениями: *Carex stans*, *Calamagrostis Holmii*, *Vaccinium vitis idaea* (sp.); *Arctagrostis latifolia*, *Salix fuscescens*, *Luzula confusa*, *Poa arctica*, *Saxifraga punctata*, *Cassiope tetragona* (sol.). Встречаясь на небольших участках, эта ассоциация является тем не менее очень характерной для района и в конечном счете занимающей большие площади, что объясняется широким распространением на Анабаре низинных осочников, массивы которых разделяются на множество ячеек посредством гряд, к которым и приурочена Turfosimicrobetuletum dicranosum.

Ledosimicrobetuletum cetrariosum anabarense (Ерниковая тундра с *Ledum decumbens* и *Cetraria Delisei*).—Распространена в центральной части Анабарской тундры в области водоразделов. Приурочена к склонам песчаных холмов. Торфянистый горизонт очень маломощный. Мерзлота в среднем на глубине 50 *см.* На почвенном разрезе иногда можно уловить слабые признаки оподзоливания.

В напочвенном покрове преобладает *Cetraria Delisei* (сор.$_2$). Встречается также *Cetraria cucullata* (сор.$_1$-sp.); *Aulacomnium turgidum*, *Alectoria ochroleuca* (sp.); *Cetraria islandica*, *Stereocaulon paschale*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum fimbriatum*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum angustum*, *Spheenolobus exsectiformis*, *Lophozia Binsteadi* (sol.).

В травяно-кустарничковом ярусе много приземистой, но обильно облиственной *Betula exilis* (сор$_{2-1}$), а также *Ledum decumbens* (сор.$_{2-1}$): Из других присутствуют: *Eriophorum vaginatum* (сор.$_1$-sp.); *Rubus chamaemorus*, *Salix pulchra*, *Salix reptans* (sp.); *Vaccinium vitis idaea*, *Cassiope tetragona*, *Senecio frigidus*, *Calamagrostis Holmii* (sol.). Выше по склону ассоциация сменяется ценозами Alectorietum, господствующими в области водоразделов на песках. За исключением последней, остальные две ассоциации ерника развиваются на торфяных грунтах и имеют много общего с некоторыми ценозами тундрово-болотной группы. Эта общность вызвана тем, что обе ассоциации возникли на месте олиготрофных тундровых болот. Ledosimicrobetuletum представляет также своеобразную ассоциацию, не констатированную в более южных подзонах. Кустарничковый ярус из *Betula exilis* влияет на характер напочвенного покрова, открытым тундровым ценозам несвойственного. Преобладает в покрове наиболее теневыносливый вид цетрарии — *Cetraria Delisei*, сравнительно велико в нем участие мхов. Из высших растений много *Ledum*, характернейшего вида лесотундровых и южно-тундровых ценозов.

б) Поемные кустарники

Inundosalicetum glaucae calamagrostiosum anabarense [Поемный тальник (*Salix glauca*) с вейниковым покровом].— Распространена незначительно на песчаном аллювии, на среднем уровне первой террасы. Гор. A_0 отсутствует; горизонт А — коричневато-серый до 16 *см* мощностью, в нижней части с голубоватосизыми примазками. Гор. В — более светлый песок с теми же глеевыми примазками. Грунтовые воды на глубине 40—50 *см.* Мерзлота на глубине около 80 *см.* Из мхов присутствуют единичные экземпляры *Aulacomnium turgidum, Brachythecium turgidum, Distichum montanum.* Кустарник — *Salix glauca* покрывает не более 50% площади. Травянистый покров развит значительно. В состав его входят: *Calamagrostis neglecta* (сор.$_2$); *Alopecurus alpinus, Equisetum arvense* (сор.$_1$-sp.); *Poa alpigena* (sp.); *Saxifraga hirculus, Senecio resedaefolius, Polygonum viviparum, Juncus trifidus, Carex saxatilis, C. stans, Lagotis Stelleri, Eriophorum Scheuchzeri, Myosotis alpestris* (sol.).

Inundosalicetum reptans purum anabarense (Поемный тальник из *Salix reptans*).— Наиболее широко распространенная ассоциация береговых тальников. Она занимает низший и средний уровень первой террасы; приурочена к песчаному аллювию, подверженному значительному заливанию и почти не задетому почвообразовательными процессами. Мхи и лишайники отсутствуют совершенно. Кустарник—*Salix reptans* — низкорослый, около 25 *см* высоты. Травянистая растительность представлена отдельными экземплярами, не образующими сколько-нибудь закономерный комплекс. В общем на участках этих ассоциаций констатировано присутствие следующих видов: *Equisetum arvense, Festuca rubra, Koeleria asiatica, Stellaria Edwardsii, Pyrethrum bipinnatum, Polygonum viviparum, P. divaricatum, Luzula confusa, Poa alpigena, Lagotis Stelleri, Alopecurus alpinus, Pachypleurum alpinum, Salix rotundifolia, Deschampsia arctica, Calamagrostis neglecta, Saussurea Ledebourii, Valeriana capitata, Polemonium pulchellum.* Состав травянистой растительности очень непостоянен, а сама она в силу этого, а также незначительного распространения мало характерна для ассоциации.

Inundosalicetum lanatae hypnosum anabarense [Поемный тальник (*Salix lanata*) с гипновыми мхами].—Встречается редко, занимая средний уровень первой террасы с аллювиальными песчаными и супесчаными грунтами. Гумусовый слой отсутствует; горизонт А — 5-6 *см* мощностью, светло-желтоватого цвета; ниже идет супесчаная толща, на глаз не поддающаяся расчленению на горизонты. Почвообразовательные процессы здесь выражены слабо, но все же более значительно, чем в ассоциациях Inundosalicetum glaucae. Моховолишайниковый покров очень тонким слоем покрывает почву, давая в общей сложности не более 20—25% покрытия. Наиболее распространены в нем *Hypnum Vaucheri* (сор.$_{2-1}$), *Drepanocladus uncinatus* (сор.$_1$). Встречаются также: *Aulacomnium turgidum, Hypnum Schreberi* (sp.); *Polytrichum commune, Ditrichum flexicaule, Chrysophynum stellatum, Stereocaulon paschale, Peltigera aphthosa* (sol.) Высота кустарника — *Salix lanata* и встречающейся в смеси с ней *Salix glandulifera* — 35 — 50 *см*; он дает до 75% покрытия. Травянисто-кустарничковый ярус представлен изредка и единично встречающимися формами: *Arctagrostis latifolia, Equisetum arvense* (sp.); *Alopecurus alpinus, Betula exilis, Astragalus arcticus, A. umbellatus, Festuca supina, F. rubra, Luzula confusa, Polygonum viviparum, Lagotis Stelleri, Valeriana capitata, Pedicularis capitata, Saussurea Ledebourii, Salix reticulata* (sol.).

В арктической подзоне ассоциация не встречена. Ее можно рассматривать как относительно южный тип берегового тальника. Высота кустарника и сомкнутость его накладывают определенный отпечаток на моховой и травянистый покров, которые в других типах поемных ивняков Анабарской тундры находятся в значительно меньшей зависимости от верхнего яруса. Незначительное распространение поемных ивняков и малочисленность ассоциаций их зависит в известной мере от климатических особенностей края, но в основе зависит от морфологии речных долин, описание которых дано в статье „Тундры бассейна Анабары“. Во всех случаях Salicetum поймы встречаются на очень небольших участках, иногда на меньших, чем площадь выявления данной ассоциации.

V. Травяно-мезофитная группа

Растительные ассоциации, отнесенные к этой группе, могут быть разделены на две достаточно обособленные разности. К первой относятся разнотравные ценозы на местах долгого лежания снега, позднего и медленного его стаивания весной и в начале лета в условиях недостаточного дренажа. Во вторую категорию входят нетундровые ценозы — поемные луговые формации. Для группы характерно, что входящие в нее ассоциации развиваются в условиях значительного, но проточного увлажнения, при обилии влаги и при достаточном дренаже.

Если поемные луговые формации, причисленные к этой группе, не относятся к собственно тундровым фитоценозам, представляя интразональный тип растительности, то разнотравные ценозы на месте долгого лежания снега (луговинная тундра некоторых авторов) безусловно входят в понятие тундры, как обладающие всеми ее признаками. Аналогия между „луговинными тундрами“ и материковыми лугами лесной зоны, которую усмотрел Корчагин[1], может быть и существует, но она настолько неполная и отдаленная, что не дает права отождествить эти две принципиально-различные группировки. Несомненно больше общего имеют тундровые луговины с высокогорными травяными ассоциациями, распространенными в горах северной Скандинавии, на Урале[2] и в других местах.

Ценозы на местах долгого лежания снега. Ассоциации этой категории встречаются чаще всего по крутым склонам к небольшим тундровым речкам и озерам. Некоторые авторы (Самбук, Андреев) объединяют их в понятие луговинной тундры. Встречаясь на участках меньших, чем площадь выявления соответствующей ассоциации, эти ценозы при разнообразном и непостоянном флористическом составе очень трудно поддаются систематизации. Имеющихся в нашем распоряжении материалов совершенно недостаточно даже для того, чтобы установить основные ассоциации этого типа. Специальные задачи нашей экспедиции не позволили уделить достаточного внимания этому вопросу. На мелких грунтах распространена разнотравная ассоциация с преобладанием кустарничка — *Salix polaris.* Она встречается на месте долгого лежания снегов на крутых склонах сопок. Состав разнообразного травянистого покрова следующий: *Calamagrostis borealis, Luzula confusa, Ranunculus nivalis, Oxyria digyna, Saxifraga cernua, S. punctata, S. rivularis* (sp.); *Alopecurus alpinus, Cardamine tenuifolia* (sp.); *Alopecurus alpinus, Cardamine bellidifolia, Chrysosplenium tetrandrum, Dupontia psilosantha, Juncus biglumis, Lloydia serotina, Nardosmia*

---

[1] А. А. Корчагин. Об основных понятиях тундроведения, „Советская Ботаника“, № 2 (1933).

[2] См. В. Б. Сочава. На истоках Шугора и Северной Сосвы. Известия Гос. Геогр. об-ва, LXV, 6 (1933).

saxatilis, Lagotis Stelleri, Poa arctica, Polygonum viviparum, Polygonum ellipticum, Ranunculus nivalis, Rumex arcticus, Saxifraga comosa, S. hieracifolia. Из мхов и лишайников единично встречаются: *Cynodontium Wahlenbergii, Drepanocladus uncinatus, Polytrichum alpinum septentrionale, Stereocaulon paschale, Cetraria Delisei.* Ценозы приурочены к мелким суглинкам с торфяно-гумусовым горизонтом и слабыми признаками оглеения.

На крутых песчаных склонах в долинах ручьев встречаются разнотравные тундры с преобладанием *Pachypleurum alpinum* и *Polygonum viviparum.* Из других здесь встречаются, помимо перечисленных, при описании ценоза с *Salix polaris*: *Erigeron unalaschkensis, Parrya nudicaulis, Papaver radicatum, Astragalus arcticus, Festuca supina, Valeriana capitata, Delphinium Middendorffii, Artemisia trifurcata, Draba hirta.* Не желая загромождать текст перечислением растений, встречающихся в ценозах этой группы, тем более, что мы не можем систематизировать этого материала, отметим, что на некоторых участках подобных тундр преобладает *Lagotis Stelleri*, а на других *Astragalus arcticus* и *Pedicularis sudetica.* В центральной части Анабарской тундры при основании крутого склона к речке Бетолях-аяна на небольших участках в подобных тундрах преобладала *Phippsia algida.* Наконец, к этому же типу растительности примыкает вышеописанная ассоциация Herbodryadetum.

В Анабарской тундре, в условиях равнинного ландшафта ассоциации на месте долгого лежания снегов несомненно играют значительно меньшую роль, чем в горных районах. Однако из вышесказанного следует, что они здесь достаточно разнообразны.

Поемные луга

Особенности речных долин, не благоприятствующие развитию береговых тальников, обусловливают незначительное распространение и поемных лугов. Из числа последних нами констатирована лишь одна ассоциация, встречающаяся очень редко.

Inundocalamagrostetum arundinosum anabarense (Заливной вейниковый луг па песке). — Встречается на очень небольших участках но берегам больших притоков Анабары. Приурочен к понижениям среди первого уровня поймы, представляющего песчаный и галечный бичевник, узкой полосой вытягивающийся вдоль русла. Во время весеннего разлива вода в понижениях, занятых нашей ассоциацией, на непродолжительное время застаивается, и при этом происходит отложение наиболее мелких взмученных в воде частиц. В соответствии с этим верхний слой почвенного разреза в 5—7 *см* представляет илистый материал, более или менее темно окрашенный, но не торфянистый. Ниже идет, судя по внешности, не видоизмененный почвообразовательными процессами аллювиальный песок. На глубине около 40 *см* — грунтовые воды. Мхи и лишайники в этой ассоциации отсутствуют. Травянистая растительность покрывает около 80% его поверхности. Высота травостоя около 35 *см.* Состав его: *Calamagrostis neglecta* (cop.$_2$); *Poa alpigena, Alopecurus alpinus, Salix glauca, Dupontia Fisheri, Equisetum arvense* (sp.); *Arctagrostis latifolia, Stellaria Edwarsii, Carex stans, Festuca rubra, Eriophorum Scheuchzeri* (sol.). По краям участков этой ассоциации, там, где она переходит в песчаную отмель, единично встречаютстя: *Pyrethrum bipinnatum, Artemisia Tilesii, Lagotis Stelleri, Deschampsia borealis.*

VI. Травяно-кочкарная группа

Кочкарниковые тундры на Анабаре констатированы в виде двух ассоциаций формации Eriophoretum, развивающихся на торфяно-глеевых почвах в условиях недостаточного дренажа и заболачивания, значительно сближающего кочкарники с тундрово-болотными ассоциациями.

Grumieriophoretum aulacomniosum anabarense (Пушицевый кочкарник с *Aulacomnium turgidum*). — Распространена довольно широко в нижней части пологих склонов и при основании склонов. Приурочена к влажным торфянистоглеевым тяжелым суглинкам. Мерзлота на глубине 40, реже 50 *см* от поверхности. Мощность торфянистого слоя около 10 *см.* Ниже идет влажный низкий суглинок серовато-голубоватого цвета. На некоторых разрезах под торфянистым горизонтом залегает желтовато-охристый слой 2-3 *см* мощностью. Процесс оглеения, равно как и вязкая консистенция нижнего почвенного горизонта на всех участках ассоциации выражены достаточно резко. Кочки образованы преобладающим растением *Eriophorum vaginatum* (cop.$_{1-2}$) и иногда ложные кочки образует *Carex stans* (sp.), отличающаяся в этих условиях укороченными корневищами. Высота кочек 10—15 *см.* Обилие их по сравнению с Дальневосточными кочкарниками несравненно меньше. Кроме основного и второстепенного кочкообразователя в травяно-кустарничковом ярусе встречаются: *Salix reptans, Calamagrostis Holmii* (cop.$_1$-sp.); *Polygonum viviparum, Arctagrostis latifolia, Carex inferalpina, Vaccinium vitis idaea, Betula exilis, Cassiope tetragona, Diapensia lapponica, Ledum decumbens* (sp.); *Dryas punctata, Luzula confusa, Pyrola grandiflora, Poa arctica, Valeriana capitata, Stellaria Edwardsii, Tofieldia coccinea, Hierochloë alpina, Pedicularis capitata, P. verticillata, Polygonum ellipticum, Parrya nudicaulis, Saxifraga cernua*; *S. punctata, S. hirculus, S. hieracifolia, Lagotis Stelleri, Saussurea Ledebourii, Draba leptopetala, Carex algida, Lloydia serotina* (sol.). Моховой покров, как это свойственно восточно-азиатским кочкарникам, не достигает большого развития, уступая роль эдификатора травянистой растительности. Из мхов и лишайников наиболее распространены: *Aulacomnium turgidum* (cop.$_2$); *Hylocomium proliferum* (cop.$_1$); затем *Ptilidium ciliare* (cop.$_1$—sp.); *Polytrichum strictum, P. commune., P. hyperboreum, Cladonia silvatica, Cetraria cucullata, Dicranum spadiceum, Rhytidium rugosum* (sp.); *Hypnum Schreberi, Cetraria islandica, C. chrysantha, Dufourea arctica, Peltigera aphthosa, P. rufescens, Camptothecium trichoides, Dicranum elongatum, D. congestum, Sphenolobus minutus, Cynodontium Wahlenbergii, Bryum ventricosum, Blepharostoma trichophyllum, Ceratodon purpureus, Rhacomytrium hypnoides, Sphaerophorus globosus, Cladonia uncialis, C. gracilis, Alectoria ochroleuca, Stereocaulon paschale* (sol.). Очень показательно отсутствие сфагнов, являющихся хотя и необильно распространенными, но константными видами в Пенжинских и Анадырских кочкарниках. С другой стороны, нельзя не отметить относительное разнообразие состава мохового покрова, что вместе с менее обильными и менее мощными кочками приближает анабарские кочкарники к моховым тундрам. Присутствие в покрове таких растений как *Dryas punctata, Cassiope tetragona, Parrya nudicaulis, Tofieldia coccinea* точно также отличает нашу ассоциацию от Дальневосточных кочкарников, флора которых беднее и составлена видами, свойственными торфяникам.[1]

---

[1] См. В. Б. Сочава. По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. Гос. Геогр. о-ва, LXIV, 4 (1932).

Grumieriophoretum dicranosum anabarense (Пушицевый кочкарник с дикранами).—Распространена очень мало, занимая поверхность торфяных бугров, в тех редких случаях, когда бугры достигают 1—1,5 *м* высоты (крупно-бугристые торфяники). Бугры, покрытые этой ассоциацией, окружены во всех случаях осоковыми низинами. Мощность торфяного покрова 25—40 *см*. Подстилается он льдом, в редких случаях мерзлой глиной. Мохово-лишайниковый покров почти сплошной, лишь кое-где прерываемый обнажениями торфа. *Dicranum elongatum* (cop.$_2$); *Polytrichum alpinum*, *Cetraria cucullata* (sp.); *Cetraria nivalis*, *Sphaerophorus globosus*, *Cladonia uncialis* (sol.). В травяно-кустарничковом ярусе преобладает образующая маломощные кочки *Eriophorum vaginatum* (cop.$_{1-2}$). Встречаются также *Calamagrostis Holmii*, *Betula exilis*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium vitis idaea*, *Ledum decumbens*, *Stellaria Edwardsii*, *Luzula confusa* (sp.-sol.). Бедность флористического состава объясняется, с одной стороны, специфичными условиями местообитания ассоциации, а с другой—небольшими размерами ее участков, при которых все признаки ассоциации не могут выявиться.

Травяно-кочкарные ассоциации представляют самостоятельную группу, обособленную от мезофитно-моховой, сфагновой и лишайниковой, хотя и связанную с ними переходами. На Анабаре они наиболее распространены в лесотундре, в подзоне лишайниковых тундр встречаются редко, а в арктической подзоне отсутствуют. В лесотундре они присутствуют не только в чистом виде, но и как покров в кустарниковых формациях и в лиственничном редколесье.

Травяно-кочкарные тундры—принадлежность восточной части тундровой зоны СССР. На крайнем северо-востоке Азии, в бассейне Анадыря и Пенжинской губы они занимают подавляющую часть равнинотундровых пространств; при этом на Севере Дальневосточного края эдификатором многих ценозов этой группы, помимо *Eriophorum vaginatum* оказывается *Carex Soczawaeana*.

Имеющиеся у нас материалы по фитоценологии этой группы в тундрах Якутии и Дальнего Востока позволяют установить в пределах Grumieriophoretum шесть ассоциаций.

На рис. 4 представлена схема взаимоотношения этих ассоциаций. Центральное место в схеме занимает кочкарник с *Aulacomnium turgidum* — наиболее широко распространенный и характеризующийся наибольшей ролью пушицы, как эдификатора ассоциации. В ряду А схемы помещен кочкарник со значительным участием шикши и тех же гипновых мхов. Наиболее обычна эта ассоциация в Пенжинском районе, в тундрах, тяготеющих к побережью Охотского моря; она представляет переход к группе моховых тундр. Такой же переходный характер, но уже к сфагновой группе носит ассоциация Grumieriophoretum sphagnosum (ряд С). Она широко распространена в тундрах Дальнего Востока, встречается также в лесотундре Якутии, но отсутствует в северных подзонах Анабарской тундры, фитоценологическому описанию которых посвящен настоящий очерк.

В ряду В помещены три ассоциации, характеризующиеся деградацией торфянистого горизонта, свойственного этой группе. В конце этого ряда роль пушицы как эдификатора фитоценоза ограничивается за счет широкого распространения клядоний, в силу чего мы постепенно расстаемся с понятием кочкарной тундры и констатируем целый ряд признаков, свойственных уже лишайниковым ценозам. В Анабарской тундре из числа кочкарников наиболее широко распространен центральный тип этой группы — Grumieriophoretum aulacomniosum.

Ряды А и В нашей схемы в северных подзонах на Анабаре не выражены совершенно. В ряду же В констатирована одна ассоциация — Grumieriophoretum dicranosum, свидетельствующая о наличии связи Анабарских кочкарников с наиболее характерной на Анабаре группой тундровых ассоциаций — лишайниковыми тундрами.

VII. Тундрово- болотные ассоциации

В этот разряд входят как аутотрофные, так и олиготрофные болота (ассоциации травяно-гидрофитной группы и сфагновой группы). Последние распространены на севере Анабарской тундры очень незначительно, аутотрофные болота, наоборот, очень широко: они представлены несколькими ассоциациями низинных осочников, т. е. ассоциациями с преобладанием травянистых гидрофитов.

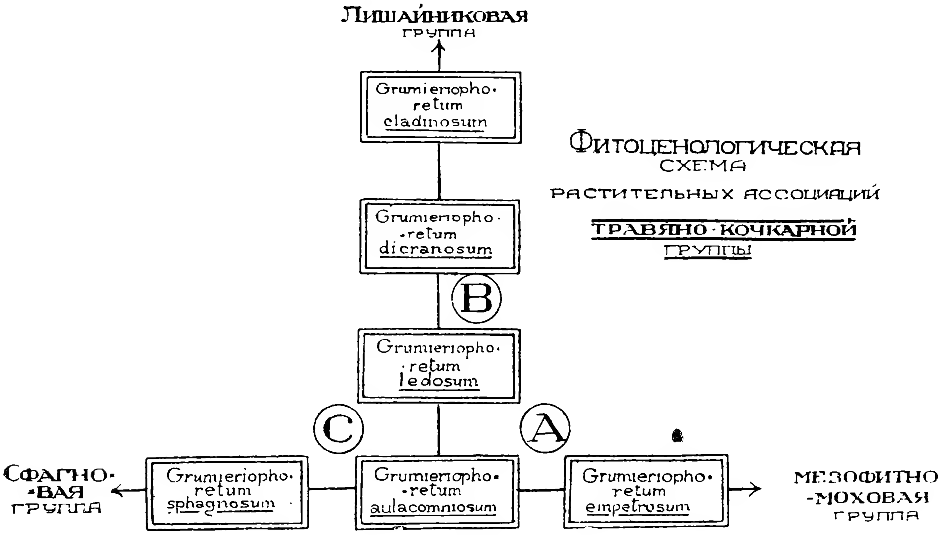

Лишайниковая группа
Grumieriophoretum cladinosum
Фитоценологическая схема растительных ассоциаций травяно-кочкарной группы
Grumieriophoretum dicranosum
B
Grumieriophoretum ledosum
C
A
Сфагновая группа
Grumieriophoretum sphagnosum
Grumieriophoretum aulacomniosum
Grumieriophoretum empetrosum
Мезофитно-моховая группа

Рис. 4

Aquatilicaricetum stantis anabarense (Низинный осочник с *Carex stans*). — Покрывает все отрицательные формы рельефа Анабарской тундры, развивается по краям озер, на месте бывших озер, а также представляет собою стадию образования озера на месте моховой или лишайниковой тундры. Осочники развиваются в торфе, пересыщенном влагою, которая часто выступает на поверхность. Находящаяся в свободном состоянии вода, с одной стороны, способствует увеличению мощности оттаивающего с поверхности слоя, а с другой препятствует развитию сколько-нибудь мощного мохового покрова. Последний составлен к тому же в значительной мере специфичными формами, приспособленными к существованию в воде. Наиболее характерны виды *Drepanocladus*, в первую очередь *Dr. Sendtneri* (cop.$_1$), а затем *Dr. revolvens*, *Dr. lycopodioides*, *Dr. intermedius* (sp.—cop$_1$— в отличие от *Dr. Sendtneri* встречаются лишь на некоторых участках ассоциации). Из других встречаются: *Calliergon Richardsonii*, *Camptothecium trichoides*, *Meesia triquetra*, *Cinclidium arcticum*, *C. latifolium*, *Timmia norvegica*, *Cynodontium Wahlenbergii*, *Aulacomnium turgidum* (sp.—sol.). Специфичной чертой анабарской разности этой ассоциации является полное отсутствие сфагнов, которые для низинных тундровых болот, например, Пенжинского и Анадырского бассейнов, являются характерными. Отсутствие сфагнов обусловлено карбонатностью анабарских грунтов. Торфянистые группы под осочниками подстилаются как мерзлой глиной, так и каменным льдом. В торфянистом покрове преобладает *Carex stans* (cop.$_2$). Остальные встречающиеся растения характеризуются незначительным обилием: *Carex chordorrhiza, C. rariflora, Eriophorum Chamissonis, E. angustifolium, E. vaginatum, Hierochloë pauciflora, Salix repens, Arctophila fulva, Juncus biglumis, Pedicularis sudetica, Dupontia psilosantha, Equisetum variegatum, Carex pulla, C. Lachenalii, Caltha palustris, Polygonum viviparum, Saxifraga hirculus* (sp. - sol.). На некоторых участках встречается *Ranunculus Pallasii.* Ассоциация эта очень распространена в подзоне арктических тундр, встречается она также в лишайниковой подзоне, но для последней более характерно низинное болото с *Carex rotundata.*

Aquatilicaricetum rotundatae anabarense (Низинный осочник с *Carex rotundata*).—Приурочен также к понижениям и, чередуясь с узкими грядами, разделяющими его на полигоны, занимает большие площади. Кроме преобладающей *Carex rotundata,* встречаются изредка *Cares chordorrhiza и Eriophorum angustifolium,* а единично, да и то не во всех случаях, еще два-три вида. Моховой покров значительно угнетен выступающей на поверхность влагой, систематический состав его близок к составу мохового покрова предыдущей ассоциации, преобладают виды *Camptothecium.* Ценозы с преобладанием *Corex rotundata* приурочены к местам с наиболее застойным избыточным увлажнением. Глубина залегания вечно мерзлого грунта или ледяной толщи во всех ассоциациях низинных осочников в среднем 50—60 *см.* Эта же ассоциация в виде небольших участков встречается, как упоминалось, среди лишайниковых тундр. Мочажины с *Carex rotundata* являются даже обязательным спутником Cladinetum alectoriosum.

Aquatilicaricetum salicosum anabarense. (Низинный осочник из *Carex stans* с примесью *Salix reptans).* — Встречается на высшем уровне третьей террасы, физиономически схожа с обычными низинными осочниками с *Carex stans,* но отличаются от них как флористическим составом, в первую очередь широким распространением *Salix reptans,* так и особенностями грунта. Ассоциация приурочена к пескам. Торфянистый горизонт, несмотря на избыточное увлажнение, отсутствует. Горизонт A_1 — корешковый, не более 2 *см* мощности. Горизонт A — 10-12 *см,* светлосерый влажный песок. Горизонт B — до 20 *см,* также серый песок, но более темного оттенка. Мерзлота на глубине 55 *см.* Моховой покров незначительной мощности покрывает не более 50% участка, на остальной площади выступает вода. Состав мохового покрова следующий; *Calliergon giganteum* (cop-$_3$); *Campylium stellatum, Camptothecium trichoides, Splachnum vasculosum, Drepanocladus intermedius* (sol.). В травяно-кустарничковый ярус входят *Carex aquatilis* (cop.$_{2-3}$); *Salix reptans* (cop.); *Pedicularis sudetica, Arctophila fulva, Poa arctica* (sp.); *Polygonum viviparum, Saxifraga hirculus, Equisetum variegatum* (sol.)

В общей сложности низинные болота покрывают больше 10% площади северной части Анабарской тундры и в сочетании с мелкими озерами представляют характерную черту ее ландшафта. Основным фактором, определяющим характер низинных осоковых болот, является степень проточности, находящихся в избытке почвенных и грунтовых вод. На рис. 5 представлен ряд ассоциаций низинных осочников, в котором ассоциация Aquatilicaricetum rotundatae приурочена к местам с наиболее застойными почвенными водами. По мере увеличения проточности, *Carex rotundata* и ее спутники *Carex rariflora*, *C. chordorrhiza* уступают место *Carex stans*. Затем к *Carex stans* начинают примешиваться в значительном числе *Arctophila*. Крайнее местоположение в ряду, в условиях наибольшей проточности почвенных вод, занимает ассоциация—Aquatilicaricetum salicosum.

В условиях резко континентального климата и на столь значительной широте, как 71—73° возможности образования олиготрофных болот чрезвычайно сужены. Описываемая ниже ассоциация их скорее может представлять фрагмент этого типа растительности, выдвинувшийся далеко на север и нашедшей приют в своеобразном местообитании—на почвенном льде. В силу этого последнего обстоятельства мы не выделяем особой группы сфагновых ассоциаций.

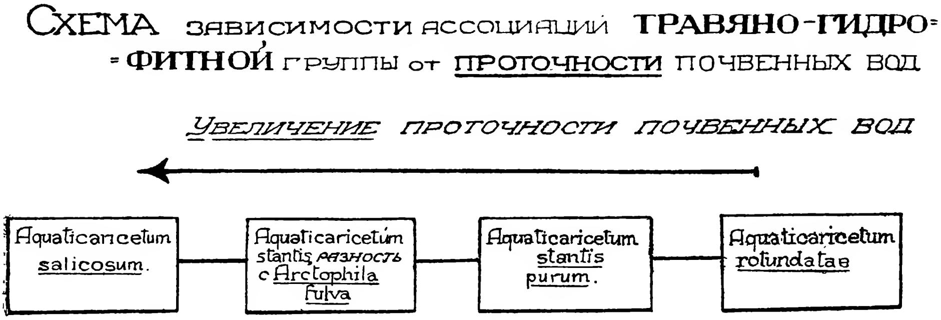


СХЕМА зависимости ассоциаций ТРАВЯНО-ГИДРО-
-ФИТНОЙ группы от ПРОТОЧНОСТИ почвенных вод
Увеличение проточности почвенных вод
Aquaticaricetum salicosum.
Aquaticaricetum stantis разность с Arctophila fulva
Aquaticaricetum stantis purum.
Aquaticaricetum rotundatae

Рис. 5

Glacialisphagnetum lenense anabarense (Сфагновый торфяник, подстилаемый каменным льдом).—Встречается среди низинных осочников и многочисленных мелких озер, на очень небольших участках, иногда площадью 15—20 *м*^{2}. Во всех случаях ассоциация представляет выпуклину среди осочников с *Carex stans* и *Carex rotundata*. Под сфагновым покровом и очень плохо разложившимся сфагновым торфом общей мощностью 20—25 *см.* залегают толщи каменного льда. Моховой покров сплошной, состоящий из: *Sphagnum lenense* (cop.$_3$), *Sph. balticum*, *Sph. Warnstorfii*, *Sph. Ångtroemii* (sp.—sol.),*Polytrichum commune*, *Aulacomnium turgidum*, *Lophozia Binsteadi*, *Blepharostoma trichophyllum* (sol.). Среди мхов единично встречается *Cetraria cucullata*. Травяно-кустарничковый ярус насчитывает менее десятка представителей: *Carex stans*, *Eriophorum vaginatum* (sp.), *Ledum decumbens*, *Arctagrostis latifolia* (sp—sol.), *Festuca supina*, *Betula exilis*, *Vaccinium vitis idaea* (sol). Это описание сделано в нижней части басс. р. Иоли и принадлежит одному из наиболее северных сфагновых торфяничков и притом современного, а отнюдь не реликтового происхождения, это обстоятельство особенно любопытно потому, что участие сфагнов в составе растительных ассоциаций района ничтожно, и в подзоне арктических тундр сфагны представляют флористическую редкость.

Вопрос о внутригрупповой классификации ассоциаций Анабарской тундры нами безусловно не доработан прежде всего потому, что нашей экспедиции за короткий период ее деятельности не удалось полностью выявить фитоценологический состав района, что обусловливает неполноту внутригрупповых фитоценологических схем. Кроме того фитоценологическая классификация тундр может быть удовлетворительно разработана на материале из всей тундровой зоны, который в значительной своей части до сих пор еще не собран. Растительность же отдельных районов тундры под влиянием местных условий носит специфический характер, в силу чего представляет одностороннюю, недостаточную основу для широких обобщений: Эти специфические черты растительности Анабарской тундры в настоящий момент выступают уже довольно резко.

Характерно для района — широкое распространение ассоциаций *Dryas punctata* за счет отсутствующих, но обычных в других районах Крайнего Севера ценозов аркто-кустарничковой группы с преобладанием *Empetrum nigrum, Arctous alpina, Vaccinium uliginosum.* Не констатированы также на Анабаре ассоциации с преобладанием *Sphaerophorus globosus* и *Stereocaulon paschale*, играющие значительную роль в тундрах Европейской РСФСР (напр. Ненецкого округа). Едва ли не в большинстве районов тундры из числа клядониевых ассоциаций преобладает ценозы с *Cladonia silvatica* s. l. на Анабаре формация Cladinetum вообще слабо представлена, но формационное значение *Cladonia silvatica* по сравнению с *C. alpestris* и *C. rangiferina* совсем не велико. Наряду с этими приходится наблюдать очень широкое распространение Cetrarietum и Alectorietum, представленными иногда совершенно своеобразными ассоциациями (напр. Glacialicetrarietum). Что же касается Alectorietum, то до сих пор ни в одном равнинно-тундровом районе он не констатирован на столь больших площадях. Характерным для Анабары является также ничтожное распространение *Festuca supina*, ассоциации с господством которой покрывают значительные пространства в западных тундрах. Резко континентальный климат на столь больших широтах накладывает отпечаток даже на интразональные типы растительности — поемные ивняки. Из числа последних на Анабаре отсутствуют заросли *Salix Gmelini* и *S. baicalensis.* О крайне северном положении нашего района свидетельствует отсутствие в поймах *Alnus fruticosa.* В моховой группе не встречены ценозы с преобладанием *Polytrichum*, наличие которых характерно для многих частей тундровой зоны. Тундровые кочкарники, присутствуя на Анабаре, как особый тип растительности, отличаются от дальневосточных разностей этого типа, но делать какие-либо выводы из сравнений рисковано, так как для Дальнего Востока кочкарники пока описаны лишь из южной части зоны (Сочава, цит. статьи, 1930, 1932) и о характере их на арктическом склоне Анабарского хребта сведений нет.

На восток от Анабарской тундры, т. е. за Оленеком, в силу разных изменений в рельефе и геологическом строении, фитоценологический состав тундры довольно резко изменяется. На западе же в бассейне Хатанги очень возможно, что характерные фитоценологические особенности Анабарского района в той или иной мере повторяются, о чем, правда, за отсутствием специальных исследований можно только догадываться.

В значительной мере вышеотмеченные особенности растительного покрова Анабарской тундры возникли не в результате специфических особенностей ее флоры, которая в известной степени определяет фитоценологическую структуру любого района. Эти особенности являются следствием специфичной обстановки ассоциирования растений — почвенно-грунтовых и климатических условий. Что же касается различий в растительном покрове нашего района в сравнении, скажем, с Чукотским округом, вызванных тем, что в последнем формационную роль в ряде случаев играют растения, ареал которых не захватывает Анабару, то о них в данном случае говорить не приходится, так как это отвлекло бы нас от непосредственной темы настоящей статьи.

Учитывая особенности и полный фитоценологический состав растительности различных частей тундровой зоны, выясняя изменения растительности при различных эдафических условиях, рассматривая географический и эколого-эдафический момент во взаимной связи, не противопоставляя их друг другу, мы подойдем вплотную к универсальной-фитоценологической классификации тундровых ценозов, которая послужит основой для их производственной классификации. Надобность же в последней, в связи с развитием тундрового животноводства, на Крайнем Севере велика.

Август—сентябрь
1933 г.
Ленинград

VICTOR SOCZAWA

Die Pflanzenassoziationen der Anabara Tundra

Zusammenfassung

I. Für die Klassifikation der Pflanzenassoziationen der arktischen Tundra und des Hochgebirges haben die Erforscher folgende Richtungen erwählt: a) Klassifizierung der Tundren nach den Vegetationsverhältnissen; b) — nach den floristisch-physiognomischen Eigentümlichkeiten der Bodenschicht; c) — unter Berücksichtigung der beiden Faktoren — sowohl Vegetationsverhältnisse wie floristisch-physiognomische Eigentümlichkeiten, jedoch nicht gleichzeitig, sondern getrennt. Bei der Klassifizierung der Assoziationen stützen sich die Verfasser auf deren floristische Eigentümlichkeiten, grössere taxonomische Vegetationseinheiten werden aber nach gemeinsamen Standorten gruppiert.

II. Bei der Klassifizierung der Tundra-Pflanzenassoziationen müssen die Vegetationsverhältnisse derselben in Betracht gezogen werden und vor allem die Bewässerung, welche die grösste Wirkung auf die Vegetation ausübt. Diesen Kennzeichen nach können wir bei den Phytocönosen fünf ökologisch-ökonomische Serien unterscheiden, die folgenden Böden angepasst sind: 1) gut drainierten, 2) drainierten, 3) schwach drainierten, 4) gut drainierten — stark bewässerten, 5) sehr schlecht drainierten — stark bewässerten Böden.

III. Die Assoziationengruppierung darf sich nicht ausschlieslich auf Standortskennzeichen stützen; in gleichem Masse müssen auch die Bodenschichteigentümlichkeiten in Betracht gezogen werden; und diese beiden Momente sollen einander nicht gegenüber gestellt werden, wie dieses zuweilen geschieht, sondern als zwei verschiedene Seiten desselben Objektes betrachtet werden, da die Vegetationsverhältnisse für die Pflanzenassoziotionen ebenso bezeichnend sind, wie der floristische Bestand und die gemeinsamen physiognomischen Züge. Bei der Cönosenklassifikation muss man das Vorwiegen einer bestimmten Lebensform allen anderen phytologischen Eigenschaften vorziehen und im Bereiche dieser Form — die in floristisch - physiognomischer Beziehung naheliegenden Arten. Diesen Kennzeichen nach können die Tundra Pflanzenassoziationen in folgende acht Gruppen eingeteilt werden: 1) die Gruppe der arktischen Zwergsträucher, 2) — der Flechten, 3) — der Mesophyt-Moose, 4) — der Ge-

büsche, 5) — der Sphagnum-Moose, 6) — der Hydrophyt-Gräser, 7) — der Mesophyt-Kräuter, 8) — der Mesophyt-Gras-Bülten.

IV. Wenn man die Tundra Pflanzenassoziationen ihren Standorten nach in horizontale und den floristisch-physiognomischen Kennzeichen nach in vertikale Reihen ordnet, so zeigt sich eine Abhängigkeit zwischen den Kennzeichen, und zwar: 1) die Tundra Pflanzenassoziationen auf sehr schlecht drainierten und stark versumpften Böden gehören zum grössten Teil zu der *Sphagnum*-Moos-u. Hydrophitgrasgruppen. 2) Die Assoziationen auf gut und sehr gut drainierten Standorten gehören zu den Flechten- und arktischen Gebüschgruppen. Diese Abhängigkeit ist nur im Verhältnis zu Assoziationen auf schwach drainierten Böden schwächer ausgeprägt, da an den betreffenden Standorten Phytocönosen vorkommen, die zu allen sechs Gruppen, doch zum grössten Teil zu Gebüsch-und Grasbültengruppen gehören.

V. In den zwei nördlichen Unterzonen der Anabara Tundra, nämlich in der Unterzone der arktischen und der Flechtentundren (deren botanisch-geographische Beschreibung s. V. Soczawa, Tundren des Anabara Flussbeckens,—Journal de la Soc. Géographique Russe, vol. LXV, 4, 1933) sind 37 Assoziationen festgestellt: in der arktischen Zwergsträucher-Gruppe—11, in der Flechtengruppe — 6, in der Mesophyt-Moosgruppe —4, in der Gebüschgruppe—6, in der Mesophyt-Kräutergruppe—6, in den übrigen Moorgruppen—6 Assoziationen.

VI. Sehr bezeichnend für die Region sind die *Dryas punctata*-Assoziationen, die, statt der hier abwesenden, aber in anderen Regionen des äussersten Nordens gewöhnlichen *Empetrum nigrum*-, *Arctous alpina*-, *Vaccinium uliginosum*-Cönosen sehr verbreitet sind. Assoziationen mit Vorwiegen von *Sphaerophorus globosus* und *Stereocaulon paschale*, die in den Tundren von Ost-Europa eine bedeutende Rolle spielen, sind hier nicht festgestellt. Von *Cladonia*-Assoziationen scheinen in den meisten Regionen die *Cladonia silvatica* s. l. Cönosen, zu dominieren; in Anabara ist die Formation Cladinetum überhaupt schwach vertreten, und die Formationsbedeutung *Cladonia silvatica* ist im Vergleiche zu *C. alpestris* u. *C. rangiferina* durchaus nicht gross. Daneben beobachtet man eine grosse Verbreitung von Cetrarietum und Alectorietum, die zuweilen durch ganz eigentümliche Assoziationen (z. B. Glacialicetrarietum) vertreten sind. In keiner ebenen Tundra Region wurde bis jetzt eine grössere Verbreitung von Alectorietum festgestellt.

Die äusserst nördliche Lage der Anabara Region verleiht ihr Gepräge auch den interzonalen Vegetationstypen —z. B. Auen- Salicetum. Aus der Zahl der letzten fehlen *Salix Gmelini*- und *Salix baicalensis*-Gebüsche. Für eine äusserst nördliche Lage der Anabara Region spricht die Abwesenheit von *Alnus fruticosa* auf den Auen. Die Cönosen mit Vorwiegen von *Polytrichum*, dessen Vorhandensein für viele Teile der Tundra Zone sehr bezeichnend ist, kommen in der Moosgruppe nicht vor. Tundra-Bülten, die in Anabara anzutreffen sind, unterscheiden sich von den Abarten dieses Typus aus dem äussersten Osten.

РЕФЕРАТЫ

Josef Kisser. Die Verwendung von Jod-Phenol zum histochemischen Nachweis kleinster Stärkemengen—Mikrochem. Separatabdruck aus Emich Festschrift, 1930.

(**Иозеф Киссер.** Применение иод-фенола в качестве реактива для обнаружения небольших количеств крахмала в растительных тканях).

Насколько чувствительно реагирует иод с крахмалом, настолько чувствительной оказывается эта реакция в тех случаях, когда приходится иметь дело с обнаружением в растительных тканях малейших количеств крахмала, напр. включений крахмала в хлоропластах (autochthone Stärke). Вероятной причиной этого явления не низкая чувствительность реакции самой по себе, но то обстоятельство, что в этих случаях зерна крахмала покрыты веществами содержимого клетки, или же вещества мешают проявиться окраске, вызываемой иодом.

Были предприняты различного рода попытки избегнуть такого порядка помех со стороны содержимого клетки. Особенно часто применялись с этой целью два приема, а именно проведение реакции с иодом после удаления мешающих составных частей содержимого клетки посредством жавелевой воды, прием, рекомендованный Гейнрихером (Heinricher)[1], и второй метод — использование иода в смеси с сильно просветляющим средством, в первую очередь с хлорал-гидратом, предложенный Мейером (Meyer)[2].

Оба способа имеют известные далеко не несущественные недостатки. Прежде всего отметим. что жавелева вода сама не локализируется в клетке, а составные части клеточного содержимого, за исключением кристаллов кремнезема и оксалата кальция извлекаются посредством растворения из клетки и, кроме того, в некоторых случаях является опасность, что при долгом воздействии жавелевой воды также будут повреждены и зерна крахмала, или же они могут подвергнуться растворению. От применения иода в смеси с хлорал-гидратом хотя крахмал и проявляется очень отчетливо среди сильно просветленных тканей, но после обработки хлорал-гидратом уже нельзя установить форму, величину и расположение, а часто и количественное соотношение масс крахмальных зерен, так как хлорал-гидрат вызывает разбухание клеточных включений, а также сильно разбухают и сами крахмальные зерна; естественным следствием этого является изменение их формы и величины.

Идеальное обнаружение крахмальных зерен в малейших количествах возможно только тогда, когда иод, примененный в смеси с сильно просветляющим средством, не изменяет ни содержимого клетки, ни крахмала. Большая часть сильно преломляющих свет сред, таких, как канадский бальзам, гвоздичное масло, анилин, стирезин (Styresin), монобромнафталин и др, должна быть уже с самого начала исключена, потому что при применении этих реактивов, как растворяющего средства для иода, крахмал не окрашивается: для того, чтобы окраска иодом проявилась, безусловно необходимо, чтобы крахмал находился в разбухшем состоянии, или чтобы применяемые реактивы содержали известное количество воды, дающее ему возможность набухнуть. Особенно удобным просветляющим средством был найден фенол, который применялся уже Науманном (Naumann) в смеси с иодом для обнаружения крахмала, но странным образом до настоящего времени этот способ не нашел широкого применения (Naumann E., Mikrotekniska Notiser VIII—IX. Om jodfenol som mikrokemist reagens. Bot Notiser, 197—202, 1917). Для обнаружения крахмала применяют фенол, в который внесено несколько кристаллов иода, быстро растворяющихся с коричневой окраской. Исследуемый на крахмал объект помещается в этот раствор и после короткого времени воздействия, при тонких срезах — несколько минут, просветление тканей уже наступает, и весь имеющийся в наличности крахмал, самые минимальные его количества, отчетливо выступают, ни в малейшей степени не измéненные. В этом заключается большое преимущество этого метода перед методом применения иод-хлоралгидрата. То обстоятельство, что при применении иод-фенола крахмал окрашивается не в голубой (blau) (синий), но сначала в красно-фиолетовый или красно-коричневый, а затем и густо черный цвет не может служить ни в коей мере возражением против применения этой реакции, напротив, густо окрашенные зерна очень резко и отчетливо выделяются на просветленных прозрачных тканях. В такой форме реактив имеет, однако же, одно неудобство, а именно — им не могут быть обработаны свежие срезы, так как фенол только в очень незначительных количествах растворяется в воде (6,2 части фенола на 100 частей воды) и не смешивается поэтому в свежих срезах с содержащим воду клеточным содержимым, вследствие этого выступают сильно мешающие эмульсионные образования, или же фенол совсем не проникает в срез. Поэтому иод-фенол следует применять только на высушенных срезах, или на срезах, обработанных спиртом.

---

[1] Heinricher E. Verwendbarkeit des Eau de Javelle zum Nachweis kleinster Stärkemengen. Ztschr f. wiss. Mikroskopie, 3, 213 bis 215 (1886).

[2] Meyer A., Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig, 1883, S. 28 bis 29.

Проводились опыты также и в том направлении, чтобы через прибавление соответствующих примесей сделать фенол нечувствительным к воде, и положительные результаты были достигнуты. Так, иод-фенол смешивается во всех отношениях с иод-хлорал-гидратом (5 : 2). В зависимости от количества прибавленного к фенолу хлорал-гидрата, чувствительность к воде фенола все более и более понижается; с другой стороны, можно посредством большего прибавления фенола к хлорал-гидрату исключить его воздействие на крахмал, вызывающее набухание. Смеси обладают также очень сильной светопреломляющей способностью. В случае, когда прибавление иод-фенола к иод-хлорал-гидрату увеличено, крахмал уже не окрашивается в чистый синий цвет, но скорее в сине-фиолетовый, красно-фиолетовый, коричневый и т. д. Деформация крахмала хлорал-гидратом может быть исключена в случае, когда иод-хлорал-гидрат и иод-фенол смешаны в равных частях. При меньшем прибавлении иод-фенола набухание тотчас же возобновляется. Так как смесь хлорал-гидрат-фенол обладает способностью относительно большие количества воды воспринимать, причем эмульсионных образований не возникает, то можно таким путем понизить чувствительность к воде фенола до желаемой степени. Наиболее удобной в этом отношении оказывается смесь из пяти частей иод-фенола и трех частей иод-хлорал-гидрата,—к одной части этой смеси может быть прибавлена одна часть воды, пока снова не наступит образование эмульсии. Так как в исследуемых на крахмал срезах значительно меньшие количества воды бывают в наличности, чем объем прибавляемых реактивов, то таким образом помехи реакции в этом отношении являются исключенными. При обработке живых срезов этой смесью содержимое клетки сильно деформируется, и форму хлоропластов становится уже трудно различать. Не следует забывать, что большинство реактивов, применяющихся при исследовании растительных тканей, не являются фиксирующим средствами для клеточного содержимого. Но разрушения хлоропластов можно избежать если применять законсервированный и затвердевший в спирте материал.

Если желательно избежать применения хлорал-гидрата и другим путем уменьшить чувствительность фенола к воде, то этого можно достигнуть прибавлением спирта или, глицерина: как в алкоголе, так и в глицерине фенол растворяется во всех отношениях. Конечно, благодаря этому прибавлению светопреломляющая способность, а также и способность просветлять ткани у фенола понижается, причем прибавление спирта понижает сильнее, конечно, чем глицерина. Смесь иод-фенола и спиртового иодного раствора или иод-глицерина имеет, однако, тот недостаток, что в случае применения этого реактива для сухого крахмала окраска получается слабой или совсем не проявляется. Крахмал, увлажненный водой, окрашивается хорошо, но неравномерно, если наличность воды мала. Чтобы получить быстрое и равномерное окрашивание, необходимо к смеси прибавить некоторое количество воды. При небольшом прибавлении спирта или глицерина к фенолу его чувствительность к воде понижается лишь немного, и при обработке больших по величине и богатых водой срезов такой смесью легко появляются эмульсионные образования. Такие образования могут возникнуть также и в том случае, если объект, обработанный смесью спирта и фенола и покрытый покровным стеклом, остается долгое время лежать на воздухе. По краям покровного стекла спирт начинает довольно быстро испаряться, растворяющая способность смеси к воде быстро понижается, и по мере испарения спирта начинается разложение и связанное с ним помутнение жидкости. Наиболее удобный для применения состав феноло-спиртовой смеси следующий: 8 частей иод-фенола, 4 части спиртового иода и 1 часть воды. Эта смесь очень нечувствительна к воде и к 10 *см*^{3} может быть прибавлено от 4 до 5 *см*^{3} воды, при дальнейшем прибавлении уже возникает помутнение. Помутнение по краям покровного стекла благодаря испарению спирта наступает через некоторый промежуток времени, и если препарат должен сохраняться в течение долгого времени, его можно временно заключить в парафин. Выгоднее вместо спирта к фенолу прибавить глицерина в таком же количестве, которое указано для спирта, также и прибавка воды берется в равном количестве. Такая смесь еще более нечувствительна по отношению к воде, и одна часть ее может быть смешана с одной частью воды, и уже при дальнейшем прибавлении воды наступает помутнение. Прибавление глицерина не только менее понижает светопреломляющую способность фенола, но и не наступает помутнения, как это бывает в случае испарения спирта при употреблении спирт-содержащей смеси, так как глицерин не испаряется. Хотя светопреломляющая способность этой смеси ниже, чем чистого фенола, но это обстоятельство имеет то преимущество, что в такой смеси отдельные детали в клетке выступают отчетливее, чем в чистом феноле, где они вследствие сильного просветления тканей более или менее сильно теряются. Если же сильное просветление фенолом желательно, то всегда есть возможность срезы перенести из спирта в иод-фенол или применить смесь иод-хлорал-гидрата и иод-фенола.

М. А. Ласаева